

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus Botucatu - INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
Pós-Graduação em Ciências Biológicas – AC: Zoologia

Mestrado

Dinâmica populacional do camarão *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 (Decapoda: Caridea: Alpheidae) em Cananéia, extremo sul do estado de São Paulo, Brasil

Régis Augusto Pescinelli
Orientador:
Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa

Botucatu/SP
-2015-

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus Botucatu
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
Pós-Graduação em Ciências Biológicas – AC: Zoologia

**Dinâmica populacional do camarão *Alpheus brasileiro* Anker, 2012
(Decapoda: Caridea: Alpheidae) em Cananéia, extremo sul do estado
de São Paulo, Brasil**

Régis Augusto Pescinelli
Orientador: Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa

**Dissertação apresentada ao programa
de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas do Instituto de Biociências
da Universidade Estadual Paulista –
UNESP – Campus de Botucatu, como
parte dos requisitos para a obtenção
do título de Mestre em Ciências
Biológicas – Área de Concentração:
Zoologia.**

Botucatu
-2015

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Pescinelli, Régis Augusto.

Dinâmica populacional do camarão *Alpheus* brasileiro Anker, 2012 (Decapoda: Caridea: Alpheidae) em Cananéia, extremo sul do estado de São Paulo, Brasil / Régis Augusto Pescinelli. - Botucatu, 2015

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Rogerio Caetano da Costa

Capes: 20400004

1. Camarão. 2. Decápode (Crustáceo) . 3. Dinâmica populacional. 4. Fecundidade.

Palavras-chave: Camarão-estalo; Estuarino ; Fecundidade; Intermareal; Pareamento.

“A grande glória da vida não está em nunca cair, mas em se levantar a cada vez que caímos”.

Nelson Mandela.

“Tudo que é seu, encontrará uma maneira de chegar até você”

Chico Xavier.

Dedico esta dissertação aos meus pais Odvaldo Pescinelli e Dirce Pescinelli.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por tudo.

Ao Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa, primeiramente pela a oportunidade, a orientação, por todo o aprendizado e pela experiência. Além disso, agradeço também pela confiança em permitir o desenvolvimento de projetos paralelos durante a minha iniciação científica e mestrado e por toda contribuição ao longo desses anos. Enfim, muito obrigado por tudo.

À fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela bolsa de estudos concedida durante meu mestrado (#2013/12136-4), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (#30574/2013-9) pela bolsa de estudos durante os primeiros meses de mestrado, ao projeto BIOTA temático FAPESP (#2010/50188-8), sob a coordenação do Prof. Dr. Fernando L. Mantelatto, no qual está inserida esta dissertação como projeto vinculado, por disponibilizar recursos para a realização de todas as coletas de campo bem como o transporte da equipe até a região de Cananéia e pelos veículos utilizados nas coletas do projeto cedidos pela FAPESP (#98/031134-6) sob a responsabilidade dos Profs. Titulares Adilson Fransozo, Maria Lucia Negreiros-Fransozo e Prof. Dr. Antonio Leão Castilho (IB-UNESP-Botucatu), (#08/54398-7) sob-responsabilidade do Prof.Dr. Fabio P. Foresti (DCB-UNESP-Bauru).

À Pós-Graduação em Ciências Biológicas da UNESP de Botucatu e ao Departamento de Zoologia.

Ao Departamento de Ciências Biológicas, FC da UNESP de Bauru do qual o LABCAM esta vinculado.

Ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, base de Cananéia-SP, por disponibilizar os laboratórios de pesquisa para a mensuração dos animais amostrados.

Ao Ministério do Meio Ambiente, IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis) por conceder a licença para as coletas.

Ao LABCAM (Laboratório de Biologia de Camarões Marinhos e de Água Doce), sob-responsabilidade do Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa.

Ao Prof. Dr. Alexandre Almeida pela a grande ajuda na identificação da espécie, sempre disposto a responder as minhas dúvidas e pelas conversas que sempre contribuíram com meu conhecimento sobre os Alpheidae.

Aos amigos e parceiros de trabalho do LABCAM: Abner, Ana, Chuck, Daphine, João, Sabrina, Sarah, Woody, por toda a ajuda não só nas coletas, mas também por todos os momentos de convivência ao longo desses anos. Aos alunos de iniciação científica e aos ex-Labcanenses Gi e Mateus.

Agradeço ao João pela ilustração da espécie estudada, a Daphine pela ajuda com o mapa, Sarah com ajuda nas traduções e todos que de uma forma ou de outra contribuíram com o desenvolvimento deste estudo.

Aos colegas do NEBECC, por toda ajuda e amizade.

Agradeço a Ana Paula Freitas dos Santos por todos esses anos de amizade, pela confiança, caronas, conversas, enfim, por sempre estar disposta a me ajudar.

Um agradecimento especial para meu grande amigo Thiago Maia Davanso (**Chuck**) pela amizade, brincadeiras, discussões, por estar sempre disposto a me ajudar e, principalmente, pela grande ajuda nos momentos mais difíceis. Valeu irmão, sempre serei grato.

As minhas grandes amigas Mariana Poiato, Nádia Amôr, Natália Zorzette por todos os momentos que vivemos durante a graduação, pelas brincadeiras, momentos de seriedade (quase nunca), enfim obrigado por tudo, **porque muitas pessoas passam por nossas vidas, mas pessoas especiais sempre estarão presentes.** A nossa parceria é para a vida toda.

Aos meus pais Odvaldo Pescinelli e Dirce Pescinelli, pelo exemplo de vida, por terem acreditado e me apoiado em todas as decisões. Enfim, muito obrigado por tudo.

Sumário

1. Resumo	1
2. Abstract	3
3. Introdução	5
3.1 Caracterização do grupo de estudo.....	6
3.2 Caracterização morfológica de <i>Alpheus brasileiro</i>	9
3.3 Dinâmica populacional.....	9
4. Objetivos	16
5. Material e Métodos	18
5.1 Caracterização da área de estudo.....	19
5.2 Amostragens dos camarões.....	22
5.3 Forma de análise dos resultados.....	26
5.3.1 Crescimento relativo, maturidade sexual morfológica e funcional.....	26
5.3.2 Estrutura da população (reprodução e recrutamento).....	26
5.3.3 Razão sexual.....	28
5.3.4 Pareamento.....	28
6. Resultados	30
6.1 Parâmetros ambientais.....	31
6.2 Crescimento relativo, maturidade sexual morfológica e funcional.....	32
6.3 Estrutura da população.....	42
6.4 Razão sexual.....	47
6.5 Pareamento.....	48

6.6 Fecundidade.....	50
7. Discussão.....	52
7.1 Crescimento relativo, maturidade sexual morfológica e funcional.....	53
7.2 Estrutura da população.....	57
7.3 Razão sexual e pareamento.....	59
7.4 Fecundidade.....	63
8. Referências	67

1. Resumo

1. Resumo

O crescimento relativo, a maturidade sexual morfológica e funcional, o período reprodutivo, o recrutamento, a razão sexual, o pareamento heterossexual e a fecundidade de *Alpheus brasiliensis* foram investigados. Os camarões foram coletados de março de 2013 a janeiro de 2014, manualmente, na zona intermareal estuarina de Cananéia, SP. Os indivíduos foram identificados em relação ao sexo e mensurados quanto às estruturas: comprimento da carapaça (CC), comprimento do própodo do quelípodo (CPQ), largura do própodo do quelípodo (LPQ), altura do própodo do quelípodo (APQ), comprimento da segunda pleura abdominal (CP), comprimento do apêndice interno (CAI) e comprimento do apêndice masculino (CAM). Foram coletados 186 indivíduos durante o período, sendo 92 machos e 94 fêmeas. As relações que melhor demonstraram mudanças na taxa de crescimento entre jovens e adultos, as quais também utilizadas para estimar a maturidade sexual morfológica para machos e fêmeas, foram CPQ vs. CC e CP vs. CC, com maturidade estimada em 4,70 e 4,77 mm de CC respectivamente. A maturidade funcional encontrada foi 4,80 mm de CC. O período reprodutivo caracterizou-se como sazonal contínuo assim como o recrutamento, mostrando-se uma exceção ao padrão esperado para espécies tropicais e subtropicais. Não houve diferença significativa na razão sexual (M:F) ($p > 0,05$), provavelmente em função do comportamento de pareamento, no qual ocorre a formação de pares em espécies gonocóricas, favorecendo a distribuição igualitária entre machos e fêmeas. Durante, o estudo 42 pares (macho e fêmea) foram capturados. Os casais estiveram presentes na população em todos os meses estudados. O comportamento territorial é intenso e comumente encontrado nos camarões Alpheidae, portanto, a estratégia de pareamento pode garantir a sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos casais. A fecundidade média calculada referente a 28 fêmeas foi $148,53 \pm 93,37$. Houve uma correlação positiva entre o número de ovos e o comprimento da carapaça, Correlação de Spearman ($p < 0,05$), evidenciando um aumento proporcional do número de ovos com o tamanho das fêmeas. Este estudo apresenta informações importantes sobre a dinâmica populacional de *A. brasiliensis*.

Palavras-chave: Camarão-de-estalo, fecundidade, intermareal, pareamento.

2. Abstract

2. Abstract

The aim of this study was to investigate the relative growth, the morphological and functional sexual maturity, the spawning period, recruitment, sex ratio, heterosexual pairing and fertility of the snapping shrimp *Alpheus brasileiro*. Shrimps were captured manually from March 2013 to January 2014 in the intertidal estuarine zone of Cananéia, SP. Individuals were identified according to sex and measured in relation to the carapace length (CL), propodus cheliped length (PCL), propodus cheliped width (PQW), propodus cheliped height (PQH), length of second abdominal pleura (PL), internal appendix length (IAL) and male appendage length (MAL). During the studied period, 186 individuals were collected, 92 males and 94 females. The relationships that best evidenced changes in growth rate between juveniles and adults were CPQ vs. CC and CP vs. DC. These relationships were used to estimate the morphological sexual maturity for males and females, which were 4.70 and 4.77 mm CW, respectively. The functional maturity was calculated in 4.80 mm CW. The reproductive period was characterized as seasonal continuous, as well as the recruitment, which is considered as an exception to the expected pattern for tropical and subtropical species. There was no statistically significant difference in sex ratio (M: F) ($p > 0.05$). This fact is probably due to the pairing behavior, in which the pair formation occurs in gonocoric species and favors equal distribution between males and females. During the study 42 pairs (male and female) were captured. Couples were present in the population in all months of sampling. Territorial behavior is intense and it is commonly found in Alpheidae shrimp, so the pairing strategy can ensure survival and reproductive success. The mean fertility calculated was 148.53 ± 93.37 , related to 28 females. There was a positive correlation between the number of eggs and the carapace, Spearman correlation ($p < 0.05$), highlighting a proportional increase in the number of eggs related to the female size.

Key words: Snapping shrimp, fecundity, intertidal, pairing.

3. Introdução

3. Introdução

3.1. Caracterização do grupo de estudo

A infraordem Caridea compreende o maior grupo de camarões, com 3438 espécies descritas e o segundo mais representativo entre os Decapoda Pleocyemata, atrás somente dos caranguejos Brachyura (DE GRAVE & FRANSEN, 2011). Tais carideos estão distribuídos em 15 superfamílias e, entre os marinhos, a superfamília Alpheoidea (Alpheidae, Hippolytidae e Ogyrididae) é a mais diversa e abundante (BAUER, 2004). Conhecidos como “camarões-de-estalo”, os representantes da família Alpheidae Rafinesque, 1815 apresentam uma grande diversidade morfológica e ecológica (BAUER, 2004).

O número de representantes da família Alpheidae está em constante alteração devido às novas descrições de gêneros e espécies (DE GRAVE & FRANSEN, 2011). Portanto, as informações sobre a biologia e a ecologia das espécies recém descritas ainda são escassas. Depois de Palaemonidae, os Alpheidae são considerados aqueles com maior número de espécies dentre os Carídeos, com aproximadamente 663 espécies descritas (DE GRAVE & FRANSEN, 2011). Os representantes desta família apresentam uma grande variedade de nichos, vivendo em diversos ecossistemas e até mesmo em micro-habitats, como poças de maré, recifes de corais e em regiões estuarinas (ANKER *et al.*, 2006).

O gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 é o mais representativo da família, com 294 espécies descritas no mundo (DE GRAVE & FRANSEN, 2011; ANKER, 2012; ALMEIDA *et al.*, 2013). Destas, 58 espécies de alfeídeos, distribuídas em 8 gêneros, foram registradas para o Brasil (ALMEIDA & ANKER, 2011). Estes camarões

apresentam uma ampla variedade de micro-habitats, presentes principalmente em ambientes costeiros de águas rasas de regiões tropicais e subtropicais, em fundos consolidados e não consolidados (BAUER, 2004; ANKER *et al.*, 2006). Podem viver em associações mutualísticas e comensais com outros organismos, como esponjas, anêmonas, corais, outros decápodos, camarões da mesma família e peixes gobiídeos (BOLTAÑA & THIEL, 2001).

Segundo BAUER (2004), os alfeídeos caracterizam-se em sua maioria pelo desenvolvimento acentuado de uma dos quelípodos, com função de defesa, predação e construção de galerias. Apresentam também a forma do corpo adaptada para viverem em esponjas, corais ou enterrados no sedimento. Esta estrutura mais desenvolvida em *Synalpheus* Spence Bate, 1888 e *Alpheus* Fabricius, 1798, ou camarões-de-estalo, também está relacionada ao comportamento altamente territorial e agonístico, sendo que o hábito que caracteriza o nome popular da espécie é resultante do encaixe do dedo móvel no dedo fixo do quelípodo, formando uma bolha que quando implode produz um som semelhante ao de um estalo (VERSLUIS *et al.*, 2000).

O número de espécies dos alfeídeos vem sendo modificado constantemente a partir da classificação de novas espécies, principalmente aquelas inclusas dentro de um complexo de espécies. Um exemplo disso foi um estudo detalhado iniciado por ANKER (2001), com indivíduos de várias localidades do Atlântico ocidental pertencentes à *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837. De acordo com o autor, este grupo era um complexo formado por pelo menos três espécies, diferenciadas por características como padrão de coloração e variações na forma da placa pós-rostral.

MATHEWS (2006) analisou indivíduos amostrados em quatro localidades, sendo elas: Golfo do México, Bermuda, Jamaica e Porto Rico. Por meio de técnicas moleculares, encontrou quatro haplótipos distintos no complexo *A. armillatus*,

revelando assim que existem táxons geneticamente distintos, no entanto, morfologicamente muito semelhantes. MATHEWS & ANKER (2009) aumentaram o número de coletas e locais de amostragem no Atlântico ocidental, e, recentemente, ANKER (2012) solucionou a questão sobre o complexo, sendo que indivíduos até então classificados como *A. armillatus* agora passam a ser classificados como espécies geneticamente e morfologicamente distintas. Além de constatadas diferenças morfológicas, ANKER (2012) descreveu sete novos táxons com base na diferenciação morfológica e no padrão de cores: *Alpheus amarillo*, *Alpheus punctatus*, *Alpheus tampensis*, *Alpheus carlae*, *Alpheus mathewsae*, *Alpheus nuno* e *Alpheus brasileiro*.

Alpheus brasileiro Anker, 2012, (Figura 1), alvo do presente estudo, é endêmico do Brasil, distribuindo-se até então no Ceará, Rio Grande do Norte, Alagoas, Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo e Santa Catarina. Em contrapartida, os indivíduos coletados no Pará, Maranhão, Fernando de Noronha e Atol das Rocas ainda precisam ser examinados morfologicamente e geneticamente, o que poderá resultar em uma alteração na distribuição da espécie (ANKER, 2012).

Alpheus brasileiro está presente sob rochas, misto de rochas e areia, comumente em áreas de recifes expostos com piscinas naturais, áreas lamacentas com rochas, vivendo em casais (ANKER, 2012). Segundo o mesmo autor, a espécie foi previamente relatada como *A. mathewsae* por apresentar características morfológicas muito semelhantes, porém, estas espécies parecem estar separadas geograficamente, sendo que *A. mathewsae* distribuiu-se de forma mais ampla no sul da Flórida e em todo o Mar do Caribe.

Por se tratar de uma espécie recém-classificada e tudo o que se conhecia envolvia o complexo *armillatus*, estudos sobre os aspectos biológicos, ecológicos e

comportamentais de *A. brasileiro* são fundamentais, principalmente por ser encontrado em micro-habitats estuarinos sujeitos a grandes variações ambientais e a ação antrópica.

3.2. Caracterização morfológica de *Alpheus brasileiro*

Alpheus brasileiro apresenta muitas características morfológicas semelhantes a *Alpheus mathewsae*. Uma das poucas diferenças morfológicas entre estas duas espécies é a ausência de um processo mediano no esternito abdominal nas fêmeas de *A. brasileiro*, além disso, o plunger no dátilo do maior quelípodo em *A. brasileiro* é anteriormente mais angular (ANKER, 2012). O padrão de coloração também apresenta semelhanças com *A. mathewsae*, apresentando uma coloração alaranjada na região mediana do plunger do maior quelípodo (ANKER, 2012).

Apesar das características morfológicas semelhantes entre as duas espécies, a distribuição diferenciada auxilia na sua identificação uma vez que *A. mathewsae* distribuiu-se no sudeste da Florida e no mar do Caribe, e *A. brasileiro* é endêmico do Brasil, além disso, estudos moleculares preliminares utilizando gene citocromo C Oxidase I (COI) revelou claras diferenças genéticas entre as duas espécies (ANKER, 2012).

3.3. Dinâmica Populacional

A caracterização das populações é de fundamental importância para o estabelecimento de medidas que visem à manutenção dos recursos naturais, sendo que as informações geradas podem ser empregadas em trabalhos ecológicos e subsidiando métodos de proteção da espécie.

Um dos aspectos populacionais e de grande interesse é o tipo de crescimento nos crustáceos, pois neste grupo é marcado por diferenciações ontogênicas no desenvolvimento de estruturas corporais. Neste ponto, o estudo do crescimento relativo é uma ferramenta eficaz para descrever o tipo de crescimento, na determinação do tamanho da maturidade sexual morfológica e na averiguação do dimorfismo sexual, (HARTNOLL, 1978; VANINNI & GHERARDI, 1988; DALABONA *et al.*, 2005).

O crescimento corporal é dependente de um direcionamento energético que, por sua vez, é dependente de diversos fatores como, por exemplo, a disponibilidade de alimento no ambiente (LIKA, 2003). A história de vida dos animais é marcada por esse direcionamento energético para processos fisiológicos, crescimento somático e para a reprodução (SCHAFFER, 1983; LIKA, 2003). Diferenças no tempo e no tamanho em que um animal atinge a maturidade podem ser encontradas tanto entre diferentes espécies, como entre populações da mesma espécie (KOZLOWSKI, 1999). Segundo o mesmo autor, alguns animais, quando em condições ambientais favoráveis, podem direcionar energia para crescimento somático e/ou para a reprodução, porém, em condições desfavoráveis, o crescimento e a reprodução são comprometidos.

O crescimento relativo se caracteriza pela comparação de relações entre duas dimensões ao longo do tempo de vida em um determinado animal. Uma delas é utilizada como variável independente (x) ou dimensão de referência, que normalmente representa o tamanho do animal como um todo, no caso dos camarões, o comprimento carapaça. A outra dimensão é a variável dependente (y), que representa partes do corpo do indivíduo a ser estudado, por exemplo, comprimento do quelípodo. Usualmente, a equação utilizada para o estudo das relações destas variáveis no crescimento relativo é do tipo função potência, que pode ser representada por $Y = a.x^b$, onde a é o índice de

origem e refere-se ao ponto em que a reta intercepta o eixo das ordenadas e b , a constante de alometria e expressa a inclinação da reta (HUXLEY, 1950).

O valor de b define o tipo de alometria ou isometria. Se b for maior que 1, existe uma alometria positiva, ou seja, a variável dependente tem um crescimento maior que a independente. Quando b é igual a 1, há uma isometria, com as variáveis dependentes e independentes crescendo em mesma proporção. Se b é menor que 1, ocorre uma alometria negativa, com a variável dependente crescendo em uma proporção menor que a independente (HARTNOLL, 1982). Apesar de amplamente utilizado em diversas espécies de crustáceos, o estudo do crescimento relativo na família Alpheidae ainda está pouco difundido.

Os crustáceos decápodes apresentam uma ampla gama de padrões reprodutivos que garantem a manutenção das populações (COSTA & SOARES-GOMES, 2009). O início da reprodução é um evento que geralmente está associado com o esforço reprodutivo, podendo ser definido como a taxa energética destinado à reprodução (LÓPEZ-GRECO & RODRIGUES, 1999). O ciclo reprodutivo de muitos decápodes é regulado por variações latitudinais, pela sazonalidade do fotoperíodo, disponibilidade de nutrientes e a temperatura (BERTINI *et al.*, 2010).

O paradigma do efeito latitudinal pode influenciar nos padrões reprodutivos das espécies, sendo utilizado para gerar hipóteses sobre estímulos ambientais específicos como temperatura, salinidade, sedimento (fatores proximais) e pressões seletivas, como disponibilidade de alimentos (fatores finais) que influenciam no comportamento reprodutivo e no crescimento (BAUER, 1992).

Informações sobre a reprodução auxiliam no entendimento de estratégias adaptativas e do potencial reprodutivo de diferentes espécies (CASTIGLIONI & NEGREIROS-FRANSOZO, 2006). O tipo de reprodução é caracterizado como sendo

sazonal (presença de fêmeas ovígeras em apenas alguns meses ou alguma estação) ou contínua (quando há fêmeas ovígeras durante todos os meses do ano com intensidade similar) (PINHEIRO & FRANZOZO, 2002).

Outro aspecto que pode alterar a estruturação de uma população é a proporção de machos e fêmeas. Segundo MAYR (1939), a proporção sexual de várias espécies é controlada geneticamente. No entanto, fatores abióticos, intra e interespecíficos e o comportamento diferenciado entre os sexos, podem desequilibrar a teoria de proporção natural de 1:1 proposta por FISHER (1930). Fatores como a longevidade e a taxa de crescimento diferencial também podem alterar a proporção sexual (WENNER, 1972).

Quatro padrões relacionados à razão sexual foram sugeridos por WENNER (1972), o standart, com proporções iguais em todas as classes de tamanho, o reverso, no qual um dos sexos aparece apenas nas classes menores e o outro aparece apenas nas maiores, o intermediário, que se trata do intermediário entre standart e reverso, com maior incidência de um dos sexos nos menores tamanhos e maior incidência do outro nos maiores tamanhos, e o anômalo, no qual ambos os sexos apresentam proporções similares nos menores tamanhos, predomínio de um dos sexos nos maiores tamanhos e predomínio de um dos sexos nos menores tamanhos

A fecundidade definida *sensu* por RAMIREZ-LLODRA (2002), como o número de ovos produzidos por uma fêmea, é outro parâmetro importante da estratégia reprodutiva, e pode ser utilizado para estimar o tamanho do estoque e o potencial reprodutivo de uma espécie ou população (HATTORI & PINHEIRO, 2003), sendo um dos mais importantes parâmetros da história de vida dos organismos (BERTINI & BAEZA, 2014). Nos organismos aquáticos, a fecundidade apresenta uma alta plasticidade e diferenciação nos níveis inter e intraespecífico (ANGER & MOREIRA 1998).

O potencial reprodutivo de uma espécie é influenciado por diversos fatores como variações no tamanho das fêmeas e estratégias reprodutivas diferenciadas (MANTELATTO *et al.*, (1999). Além disso, devido ao alto investimento energético para produção de ovos, o direcionamento energético é altamente influenciado por fatores exógenos, como temperatura, salinidade e disponibilidade de alimento, influenciando assim na fecundidade de uma espécie (SASTRY, 1983).

Outro aspecto comportamental presente em muitas espécies dos Alpheidae é a formação de casais. Apesar de a teoria do investimento parental proposta por TRIVERS (1972) ressaltar que as associações monogâmicas são raras, e as vantagens de um sistema poligâmico serem maiores do que do sistema monogâmico, o sistema de casais monogâmicos, no qual indivíduos adultos de ambos os sexos formam casais, foi relatado para diversas espécies de invertebrados (MATHEWS, 2002). No gênero *Alpheus* muitas espécies apresentam comportamento monogâmico social (NOLAN & SALMON, 1979), como, por exemplo, *Alpheus angulosus* McClure, 2002 (MATHEWS, 2002), *Alpheus armatus* Rathbum, 1901 (KNOWLTON, 1980) e *A. carlae* (até então como *A. armillatus*) (MOSSOLIN *et al.*, 2006).

Existem pelo menos duas hipóteses que tentam explicar a evolução desse sistema monogâmico social: hipótese *territorial cooperation* na qual os indivíduos de ambos os sexos são responsáveis pela manutenção e proteção do micro-habitat em que estão presentes, incluindo a obtenção de alimento e a manutenção estrutural das tocas e a hipótese *mate-guarding* a qual defende que a evolução deste tipo de sistema se deve ao fato de um ou ambos os sexos dedicarem-se ao período pré e pós-cópula, sendo este tempo de união durante o período reprodutivo e, em alguns casos, se estendendo por mais de um ciclo reprodutivo (MATHEWS, 2002a).

Esse comportamento pode auxiliar na defesa de tocas ou refúgios, contra predadores e na aquisição e manutenção do alimento (MATHEWS, 2002). No sistema monogamia social nos quais machos e fêmeas compartilham refúgios, normalmente tais refúgios são discretos e compartilhados por períodos que ultrapassam o período reprodutivo, tratando-se de uma estratégia adaptativa de sobrevivência (CORREA & THIEL, 2003). Como exemplo pode-se citar a formação de casais em *Alpheus heterochaelis* (RAHMAN *et al.*, 2003).

Apesar de o gênero *Alpheus* ser o mais representativo da família (ANKER *et al.*, 2006; DE GRAVE & FRANSEN, 2011), estudos abordando os aspectos populacionais são escassos, sendo a grande maioria direcionados à taxonomia (MATHEWS & ANKER, 2009). Dos estudos realizados no Brasil, os que abordaram aspectos populacionais foram de MOSSOLIN *et al.*, (2006), no qual analisou a estrutura populacional de *Alpheus armillatus* em São Sebastião e Ilhabela, PAVANELLI *et al.*, (2008 e 2010), estudando a estratégia reprodutiva de *Alpheus armillatus* no norte do estado de São Paulo e averiguando os aspectos populacionais em relação aos fatores ambientais, e COSTA-SOUZA *et al.*,(2014), estudando a biologia reprodutiva e o pareamento heterossexual em *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984.

Tendo em vista que *Alpheus brasileiro* foi recentemente classificado, não há estudos com a espécie no Brasil, principalmente referente à biologia populacional. Os dados obtidos neste estudo serão fundamentais para entendimento de aspectos reprodutivos e comportamentais da espécie no litoral de Cananéia e servirão como referência para o conhecimento de grande parte de seu ciclo de vida.



Figura 1. Vista lateral de uma fêmea ovígera de *Alpheus brasileiro* Anker, 2012.

4. Objetivos

4. Objetivos

O objetivo principal deste estudo foi analisar a dinâmica populacional do camarão *Alpheus brasiliensis* em uma área intermareal estuarina na região de Cananéia, extremo sul do estado de São Paulo, entre os períodos de março de 2013 e fevereiro de 2014. Foram averiguados os seguintes objetivos específicos:

- O crescimento relativo, o tamanho da maturidade sexual morfológica e a maturidade funcional;
- O período reprodutivo e de recrutamento juvenil ao longo dos meses amostrados;
- A razão sexual ao longo dos meses;
- A existência de pareamento na população amostrada;
- Determinar a fecundidade e verificar a existência de correlação entre o tamanho das fêmeas e a quantidade de ovos produzida.

5. Material e Métodos

5. Material e Métodos

5.1. Caracterização da área de estudo

O complexo Estuarino-Lagunar de Cananéia-Iguape está localizado no extremo sul da costa paulista, limitado ao norte pelo município de Iguape, ao leste pela Ilha Comprida, a oeste pela Serra do Mar e pelas ilhas de Cananéia e do Cardoso. Apresenta duas ligações principais com o oceano, a primeira ao norte, através de um único canal (Mar Pequeno- Barra de Icapara), e a segunda ao sul, dividindo-se em dois ramos (Mar de Cananéia e Mar de Cubatão Baía de Trapandé), os quais circundam a Ilha de Cananéia. No extremo sul do município, localiza-se a Barra do Ararapira, um canal com a largura máxima de 800m. É conhecido pelo seu alto grau de conservação, sendo um dos ecossistemas estuarinos mais produtivos do mundo (DIEGUES, 1987; UNESCO, 2005).

Essa região apresenta abundantes precipitações, sendo irrigada por centenas de pequenos rios, dando lugar a uma mistura de águas dulcícolas e marinhas com salinidades que variam sazonalmente no decorrer do ano (MISHIMA, 1985), sendo influenciada principalmente pela massa de água tropical, trazida pela Corrente do Brasil (MATSUURA, 1986).

No geral, a salinidade aumenta com a profundidade, apresentando, em determinadas fases da maré uma acentuada haloclina a meia profundidade, que diminui gradativamente, tornando-se uma coluna de água uniforme (MIRANDA *et al.*, 1995). Trata-se de uma região com muitos canais, os quais apresentam um padrão hidrodinâmico fortemente influenciado pelas correntes geradas por oscilações de micro marés, geralmente menores que 1m e em menor proporção pela influência das descargas de água continental que entram no sistema (TESSLER & SOUZA, 1998).

O sistema Cananéia-Iguape apresenta-se como um ambiente de baixa energia, tratando-se de seu transporte de fundo, com alta resistência ao escoamento, e transporte sedimentar muito limitado, condições de baixa energia que condicionam a formação de pequenas deformações de fundo, rugosidades, características de fluxo bidirecional (TESSLER & SOUZA, 1998).

A área de coleta, região intermareal (25°04'11,2''S 48°03'08,9''W) (Figura 2), é caracterizada por apresentar sedimento composto por uma mistura de areia com lama e rochas, sendo as rochas de pequeno a médio porte, dispersas por todo o local. Durante a maré baixa, ocorre a exposição do local, porém formam-se pequenas poças de água sob as rochas, proporcionando micro-habitats onde *Alpheus brasileiro* permanece. As bordas do estuário são compostas por um bosque denso e alagado parcialmente durante a maré alta.

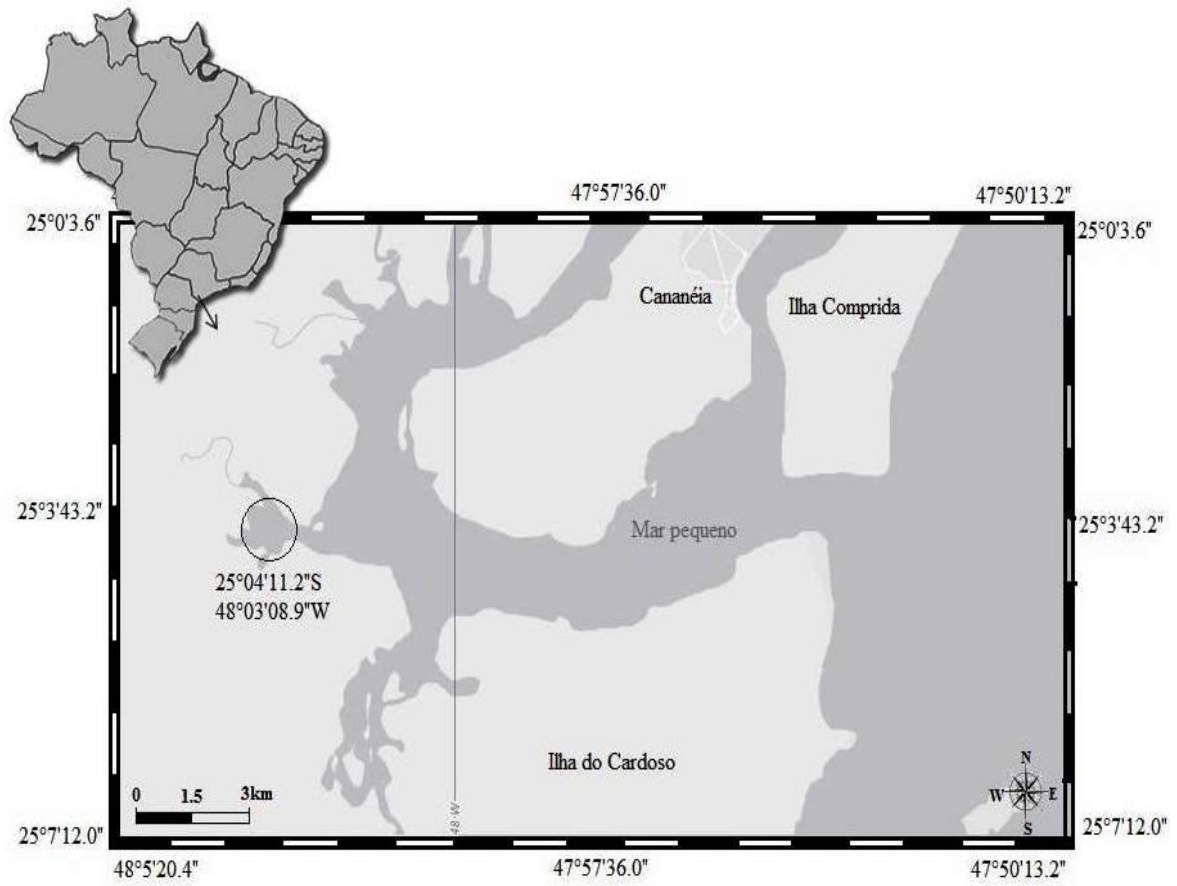


Figura 2. A área de coleta na região intermareal estuarina de Cananéia, São Paulo, Brasil.

5.2. Amostragens dos camarões

Tendo em vista que os Alpheidae normalmente apresentam baixa densidade populacional e a contar que a área onde tais camarões foram amostrados é pequena, com aproximadamente 800m² (observação durante a coleta piloto), as amostragens foram bimestrais, a fim de evitar uma desestruturação da população.

Durante o período de março de 2013 a janeiro de 2014, foram realizadas amostragens bimestrais em períodos de marés baixa de sizígia, durante períodos de lua cheia ou nova. Nestes períodos ocorre a maior exposição da região intertidal durante a baixa-mar. Na área de estudo (Figura 3), a região entre marés foi dividida em três pontos de 20m de comprimento por 5m de largura (perpendicular a linha da água), com 10m de distância um do outro. Cada ponto foi dividido em parcelas de 1m² e, previamente à amostragem, 3 parcelas de cada ponto foram sorteadas para serem exploradas (metodologia adaptada de VERGAMINI *et al.*, 2008; COSTA-SOUZA, 2014).

Os camarões foram coletados manualmente por duas pessoas. Quando houve a necessidade, as rochas e o sedimento foram removidos para facilitar a captura. Após a coleta, os camarões foram individualizados e acondicionados em caixas térmicas com gelo picado. Nos casos dos casais, os indivíduos foram mantidos juntos. Posteriormente, o material foi levado ao laboratório e analisado. Os dados ambientais amostrados foram temperatura da água e do ar por meio de um termômetro químico, a salinidade com um refratômetro portátil e os dados de precipitação média obtidos no site www.ciiagro.sp.gov.br.

Todos os indivíduos capturados foram identificados de acordo com chaves específicas CHACE (1972), SOLEDADE & ALMEIDA (2013) e ANKER (2012), averiguando o sexo segundo a presença (machos) e ausência (fêmeas) do apêndice masculino no segundo par de pleópodos. Os indivíduos foram mensurados por meio de um estereomicroscópio com precisão (0,01mm). As estruturas do corpo mensuradas foram: comprimento da carapaça (CC), comprimento do própodo do quelípodo (CPQ), largura do própodo do quelípodo (LPQ), altura do própodo do quelípodo (APQ), comprimento da segunda pleura abdominal (CP), comprimento do apêndice interno (CAI) e comprimento do apêndice masculino (CAM) (Figura 4).



Figura 3. Área de coleta ($25^{\circ}04'11,2''S$ $48^{\circ}03'08,9''W$), estuário de Cananéia, São Paulo, Brasil.

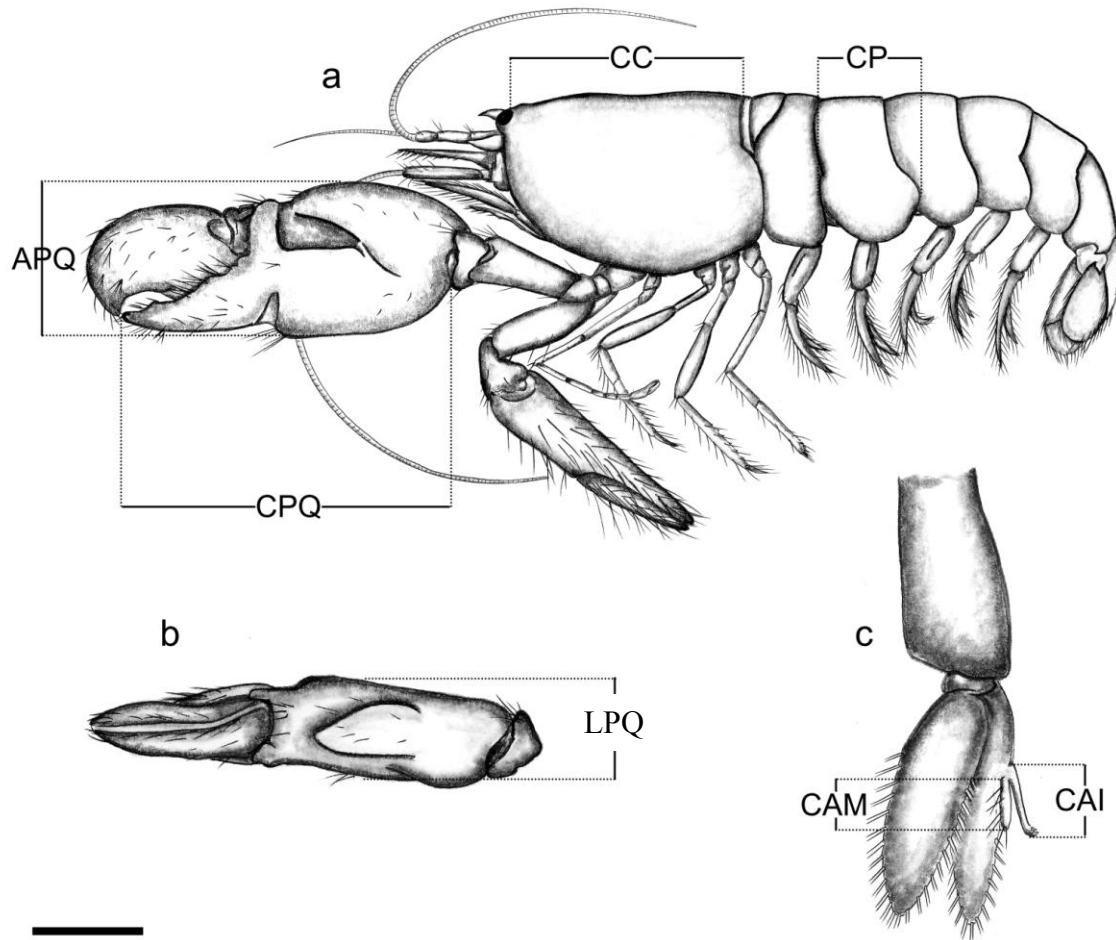


Figura 4. *Alpheus brasileiro* Anker, 2012. Vista lateral (a), vista dorsal do própodo do quelípodo (b), segundo pleópodo (c). Comprimento do própodo do quelípodo (CPQ), largura do própodo do quelípodo (LPQ), altura do própodo do quelípodo (APQ), comprimento da segunda pleura abdominal (CP), comprimento do apêndice interno (CAI) e comprimento do apêndice masculino (CAM). (Escala: a e b = 3mm, c = 1mm).

5.3. Forma de análise dos resultados

5.3.1. Crescimento relativo, maturidade sexual morfológica e funcional

A análise do crescimento relativo foi realizada a partir dos dados morfométricos obtidos dos camarões, verificando-se as mudanças no padrão de crescimento de certas estruturas corpóreas em função da variável independente (CC mm). Os dados foram plotados em gráficos de dispersão e ajustados conforme a equação alométrica $y = ax^b$ em que y é a variável dependente ou dimensão estudada, x é a variável independente, b é o coeficiente alométrico da estrutura estudada e a é onde a curva intercepta o eixo das ordenadas. Os parâmetros foram estimados por regressão linear sobre os dados transformados por logaritmo, isto é, com a versão linearizada do modelo ($\log y = \log a + b \cdot \log x$). A condição alométrica b para cada estrutura foi analisada ($b = 1$: isometria; $b < 1$: alometria negativa; $b > 1$: alometria positiva) com o teste t de Student ($H_0: b = 1$; $\alpha = 5\%$) (ZAR, 1996).

Com base nas relações lineares do crescimento relativo, uma análise não-hierárquica *K-means clustering* foi realizada sobre os dados transformados (\log_{10}). Esse método distribui os dados em grupos de número previamente estabelecidos por um processo iterativo, que minimiza a variância dentro dos grupos e maximiza a variância entre os mesmos. O resultado da classificação (*K-means*) foi refinado aplicando-se uma análise discriminante. Essa metodologia estatística foi baseada no trabalho de SAMPEDRO *et al.*, (1999).

Após a correta divisão das categorias demográficas, os dados logaritmizados de cada categoria foram submetidos a uma análise de covariância (ANCOVA) a fim de testar os coeficientes angulares e lineares entre os grupos (jovens e adultos). Deste modo, foi possível evidenciar se os dados para cada relação utilizada ajustaram melhor a

uma única reta ou se as categorias demográficas encontradas deveriam ser representadas por diferentes equações lineares.

Para determinar a maturidade sexual morfológica, foram selecionadas as relações que apresentaram as maiores mudanças no coeficiente alométrico entre as categorias demográficas.

Na determinação da maturidade sexual funcional, foram considerados todos os indivíduos menores que os valores de comprimento da carapaça da menor fêmea ovígera.

5.3.2. Estrutura da população (reprodução e recrutamento)

A normalidade dos dados (*Shapiro-Wilk test*) e homocedasticidade (*Levene test*) foram testadas. Para a determinação do período reprodutivo, foi verificada a frequência de fêmeas com ovos em cada mês amostrado.

Na análise do recrutamento de jovens, foram calculadas as porcentagens dos indivíduos nesta fase não discriminando o sexo, sendo considerados jovens os indivíduos com comprimento da carapaça inferior ao estimado na maturidade sexual morfológica. O número de classes de tamanho foi determinado segundo a fórmula proposta por Sturges: $K \cong 1 + 3,22 \log n$ (*apud* BEER & SWANEPOEL, 1999). Os resultados foram demonstrados graficamente por meio da distribuição de frequência dos indivíduos em classes de tamanho de 1 em 1mm de comprimento da carapaça (CC) para cada sexo em todos os meses amostrados. A análise de redundância canônica (RDA) foi utilizada para testar a correlação entre a temperatura, a salinidade e a precipitação com a abundância de fêmeas com ovos e de juvenis.

5.3.3. Razão sexual

O teste do qui-quadrado (χ^2) com nível de significância de 5% (SOKAL & ROHLF, 1995) foi aplicado para observar se a razão sexual seguiu 0,50 (proporção de 1:1), ou variou ao longo dos meses e entre as classes de tamanho. Não foi utilizado o teste nos meses e nas classes de tamanho com um número inferior a vinte indivíduos amostrados ou com ausência de um dos sexos (VIEIRA, 1991).

5.3.4. Pareamento

O pareamento foi caracterizado quanto à presença ou não de machos e fêmeas compartilhando refúgios, de acordo com MATHEWS (2002). O número de casais em relação ao número total de indivíduos por parcelas amostradas foi calculado. Desta forma, foi possível obter a porcentagem de casais na população. Os casais foram mensurados em relação ao comprimento da carapaça para a determinação do tamanho inicial de pareamento. A correlação entre os tamanhos de machos e fêmeas foi verificada por meio de Correlação linear de Spearman ($\alpha = 0,05$) e a diferença entre os tamanhos entre os sexos (*test T-Student*; $\alpha = 0,05$).

5.3.5. Fecundidade

As fêmeas tiveram seus ovos cuidadosamente retirados, colocados em placa de Petri, contados e classificados em três estágios de desenvolvimento embrionário, de acordo com MOSSOLIN *et al.*, (2006): Estágio inicial (I), sem evidência dos olhos e vitelo ocupando 75-100% do volume dos ovos; Estágio intermediário (II), olhos

vestigiais, vitelo ocupando cerca de 50-75% do volume; Estágio final (III), olhos bem desenvolvidos, vitelo ocupando 25-50% do volume. Para a análise de fecundidade e de correlação entre o tamanho das fêmeas e o número de ovos carregados, foram utilizadas todas as fêmeas com ovos em estágio inicial de desenvolvimento embrionário, evitando a influência de possíveis perdas de ovos em estágios seguintes (ANGER & MOREIRA, 1998). A correlação entre o comprimento da carapaça das fêmeas e o número total de ovos foi testada mediante a análise de Correlação de Spearman ($\alpha = 0,05$).

6. Resultados

6. Resultados

6.1. Parâmetros ambientais

Durante o período de amostragem dos camarões, as temperaturas da água e do ar variaram de 19,5 a 29,5°C ($24,58 \pm 4,45$) e 19,0 a 28,5°C ($23,16 \pm 3,90$), respectivamente, e a partir de setembro de 2014 foi constatada uma elevação nas temperaturas da água e do ar. A salinidade apresentou grande variação, 3,5 a 20 ($12,41 \pm 6,16$), assim como a precipitação média mensal 98,7 a 418,4 ($185,61 \pm 127,67$) (Tabela 1).

O período com os valores mais altos de salinidade corresponde aos meses com os menores valores de precipitação (Figura 5).

Tabela 1. Valores de temperatura da água e do ar, salinidade e precipitação de março de 2013 a janeiro de 2014 na região intermareal de Cananéia, São Paulo, Brasil.

Mês	Temperatura da Água	Temperatura do Ar	Salinidade	Precipitação
mar/13	22,5	22	7	418,4
mai/13	20	19	20	98,7
jul/13	19,5	19	14	121
set/13	29,5	24	17	103,8
nov/13	27,5	28,5	13	252,6
jan/14	28,5	26,5	3,5	119,2
Média ± dp.	24,58 ± 4,06	23,16 ± 3,56	12,41 ± 6,17	185,61 ± 127,68

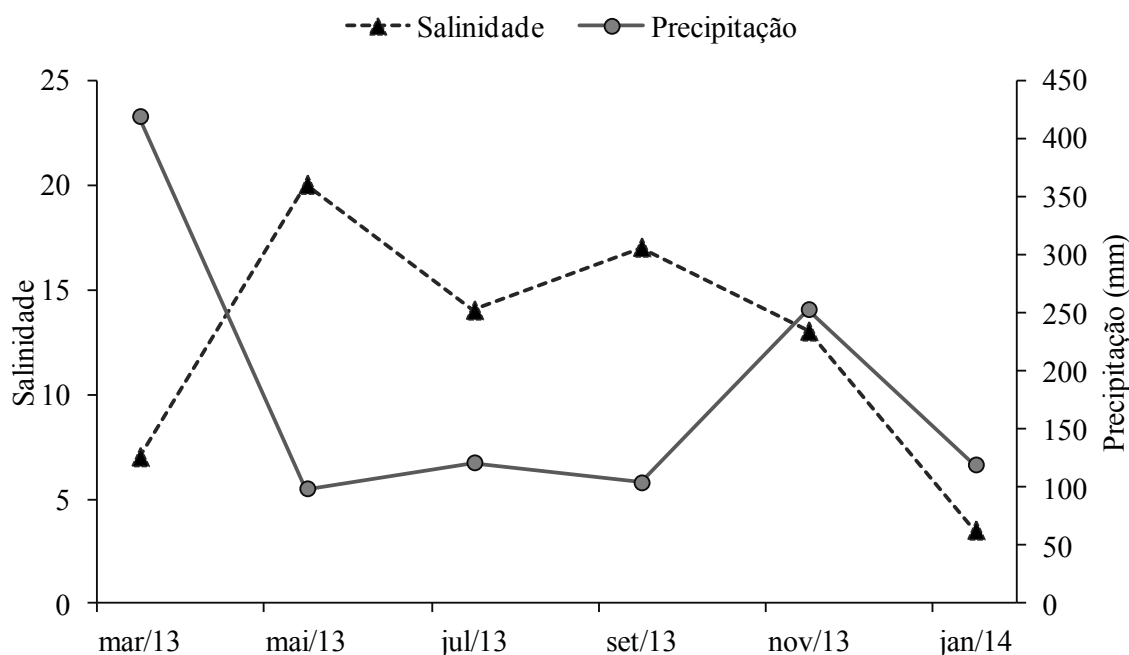


Figura 5. Salinidade e precipitação média amostrados bimestralmente de março/2013 a janeiro/2014 na região intermareal de Cananéia, São Paulo, Brasil.

6.2. Crescimento Relativo, Maturidade sexual morfológica e funcional

Foram utilizados 186 indivíduos na análise do crescimento relativo, sendo 92 machos e 94 fêmeas. Os indivíduos com estruturas danificadas não foram utilizados apenas nas relações em que a variável dependente era a danificada, para as demais estruturas corpóreas, estes foram mantidos. A descrição detalhada de cada uma das relações analisadas pode ser consultada na Tabela 2 e nas Figuras 6 a 11. A análise do crescimento relativo resultou em uma alometria negativa nas fases jovens e adultas para as seguintes relações: CP vs. CC e CAM vs. CC para machos; LPQ vs. CC e CAI vs. CC para machos e fêmeas, e CPQ vs. CC para fêmeas. As relações CP vs. CC e CPQ vs. CC para fêmeas e machos, respectivamente, apresentaram uma alometria negativa na fase jovem, seguido de crescimento alométrico positivo na fase adulta. Já na relação

APQ vs. CC para machos, o crescimento foi alométrico negativo nos jovens, seguido de isometria nos adultos e para as fêmeas ocorreu o inverso, sendo uma isometria nos jovens e alometria negativa nos adultos.

Tabela 2. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Análise dos dados morfométricos. Comprimento da carapaça (CC) como variável independente (dados transformados: log+1).

Relação	Sexo	N	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	<i>T</i> (<i>b</i> = 1)	<i>p</i>	Alometria
CP vs. CC	MJ	42	-0.111	0.747	0.763	3.847	<0.001	-
	MA	38	-0.131	0.785	0.724	2.721	<0.001	-
	FJ	35	0.026	0.560	0.803	8.627	<0.001	-
	FA	51	-0.379	1.146	0.890	2.324	<0.001	+
CPQ vs. CC	MJ	34	0.194	0.876	0.834	1.693	<0.001	-
	MA	46	-0.078	1.282	0.904	4.497	<0.001	+
	FJ	33	0.391	0.583	0.584	4.727	<0.001	-
	FA	53	0.319	0.745	0.730	4.040	<0.001	-
LPQ vs. CC	MJ	32	-0.168	0.736	0.759	3.520	<0.001	-
	MA	48	-0.108	0.721	0.755	4.650	<0.001	-
	FJ	28	-0.078	0.587	0.589	4.045	<0.001	-
	FA	58	0.005	0.520	0.648	9.411	<0.001	-
APQ vs. CC	MJ	34	-0.087	0.850	0.792	1.923	<0.001	-
	MA	46	-0.069	0.907	0.817	1.453	<0.001	0
	FJ	33	-0.154	0.928	0.750	0.727	<0.001	0
	FA	53	0.157	0.561	0.649	7.701	<0.001	-
CAI vs. CC	MJ	41	-0.068	0.264	0.746	29.44	<0.001	-
	MA	39	-0.308	0.557	0.755	8.358	<0.001	-
	FJ	37	-0.162	0.424	0.761	14.328	<0.001	-
	FA	43	-0.350	0.651	0.739	5.816	<0.001	-
CAM vs. CC	MJ	34	-0.114	0.290	0.815	29.166	<0.001	-
	MA	46	-0.282	0.497	0.794	12.575	<0.001	-

Obs: Comprimento do própodo do quelípodo (CPQ), largura do própodo do quelípodo (LPQ), altura do própodo do quelípodo (APQ), comprimento da segunda pleura abdominal (CP), comprimento do apêndice interno (CAI) e comprimento do apêndice masculino (CAM).

As relações que melhor apresentaram mudanças no coeficiente alométrico entre as categorias demográficas foram CPQ vs. CC para machos e CP vs. CC para as fêmeas. Os valores estimados da maturidade sexual morfológica para machos e fêmeas foram de, respectivamente, 4,70 e 4,77 mm de CC (Figuras 6 e 7).

Com exceção da relação CP vs. CC, todas as relações apresentaram diferença significativa entre jovens e adultos (ANCOVA, $p < 0.05$) (Tabela 3).

A maturidade funcional para fêmeas foi constatada em 4,80 mm de comprimento da carapaça, correspondente ao tamanho da menor fêmea com ovos coletada durante o estudo.

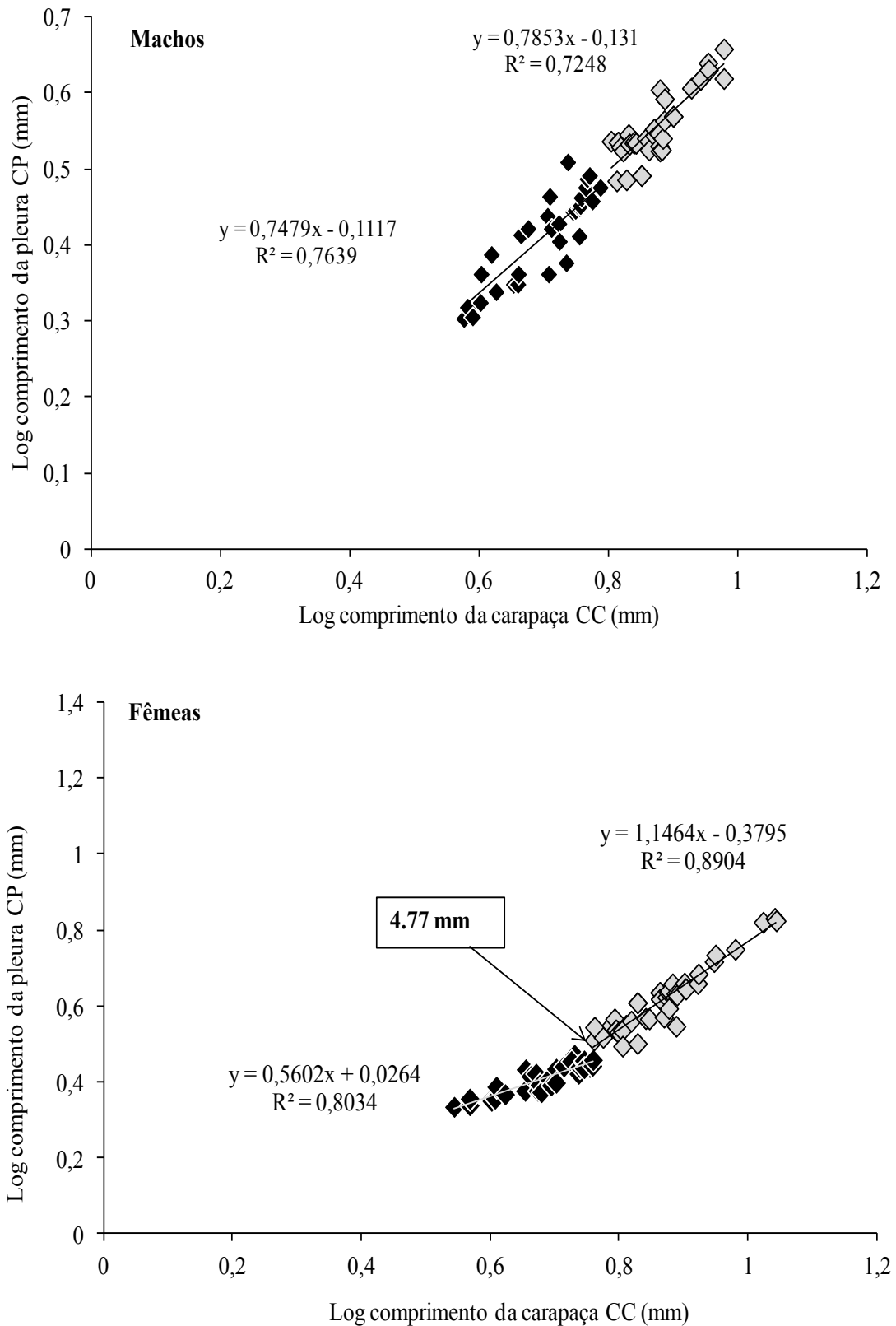


Figura 6. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Dispersão dos pontos para as relações morfométricas de machos e fêmeas amostrados na região intermareal do estuário de Cananéia, São Paulo, Brasil

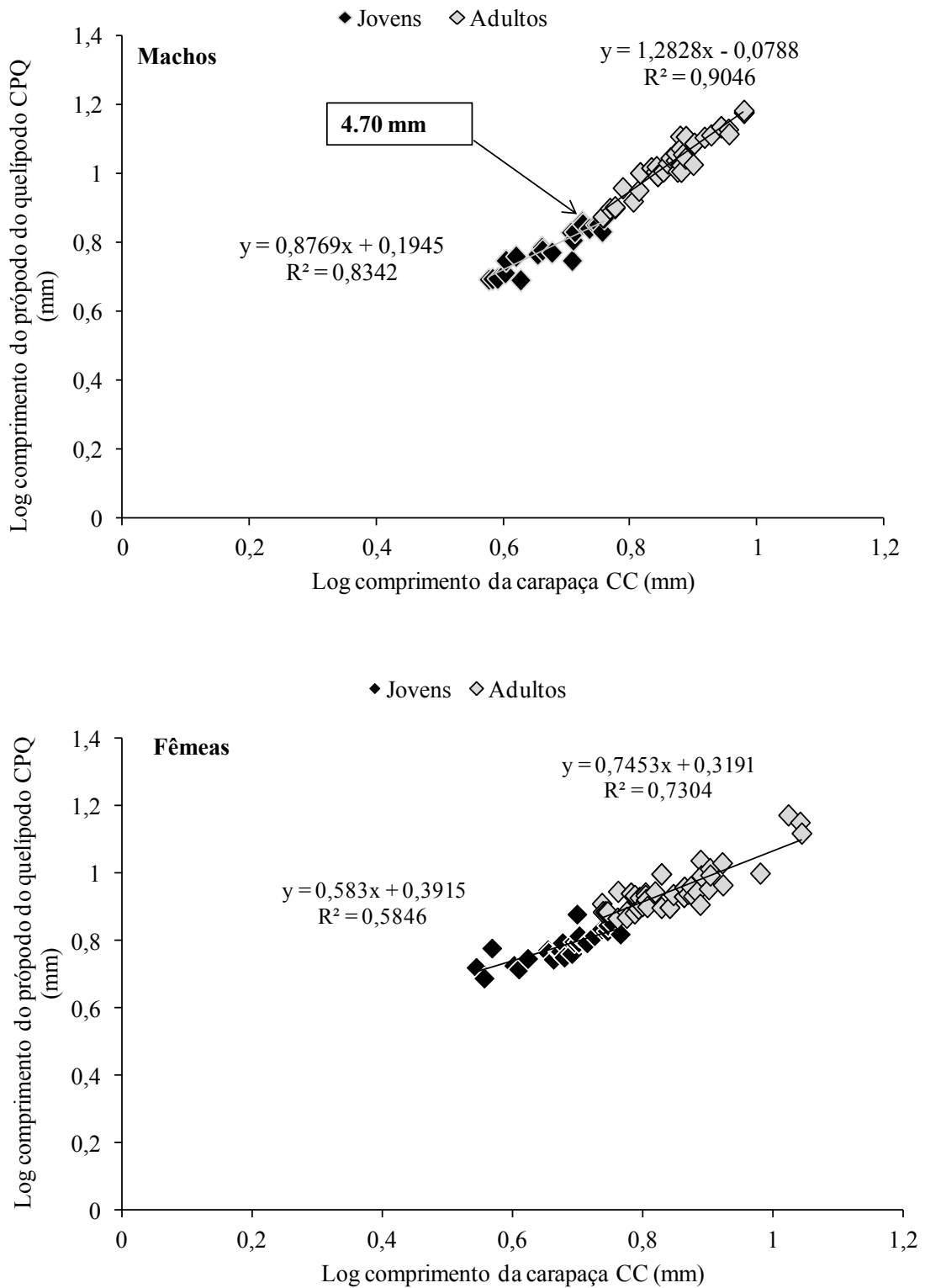


Figura 7. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Dispersão dos pontos para as relações morfométricas de machos e fêmeas amostrados na região intermareal do estuário de Cananéia, São Paulo, Brasil.

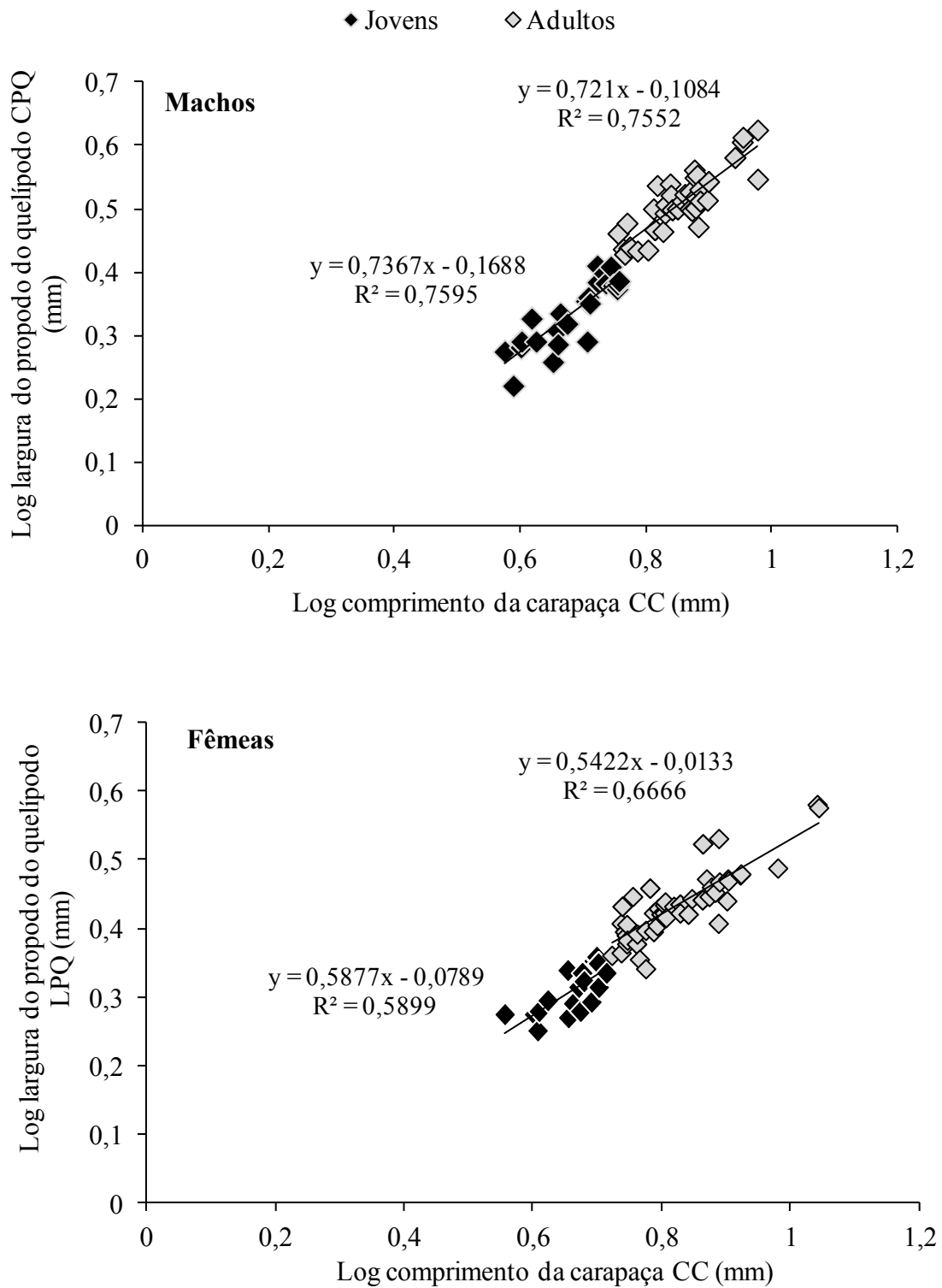


Figura 8. *Alpheus brasileiro* Anker, 2012. Dispersão dos pontos para as relações morfométricas de machos e fêmeas amostrados na região intermareal do estuário de Cananéia, São Paulo, Brasil.

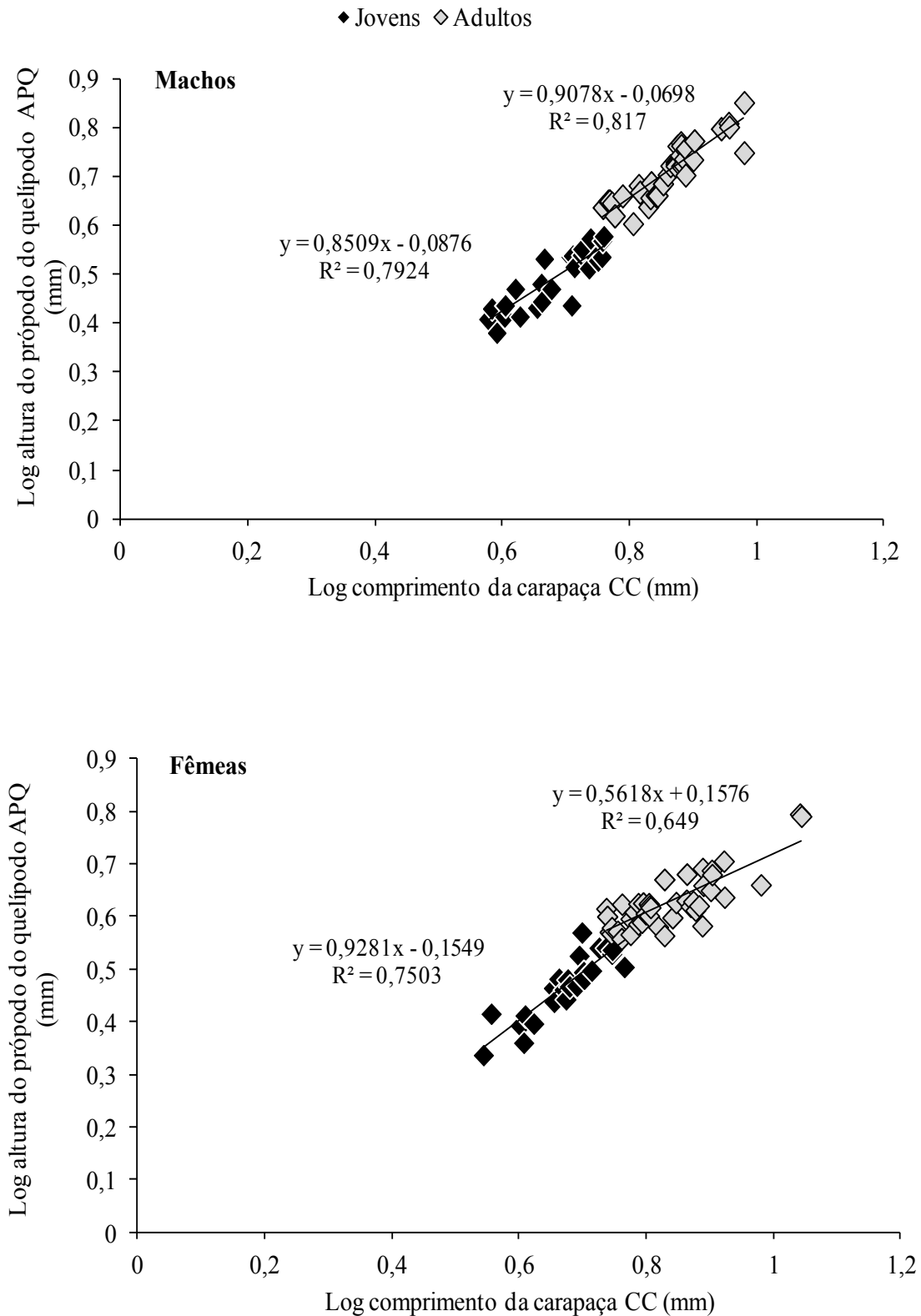


Figura 9. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Dispersão dos pontos para as relações morfométricas de machos e fêmeas amostrados na região intermareal do estuário de Cananéia, São Paulo, Brasil.

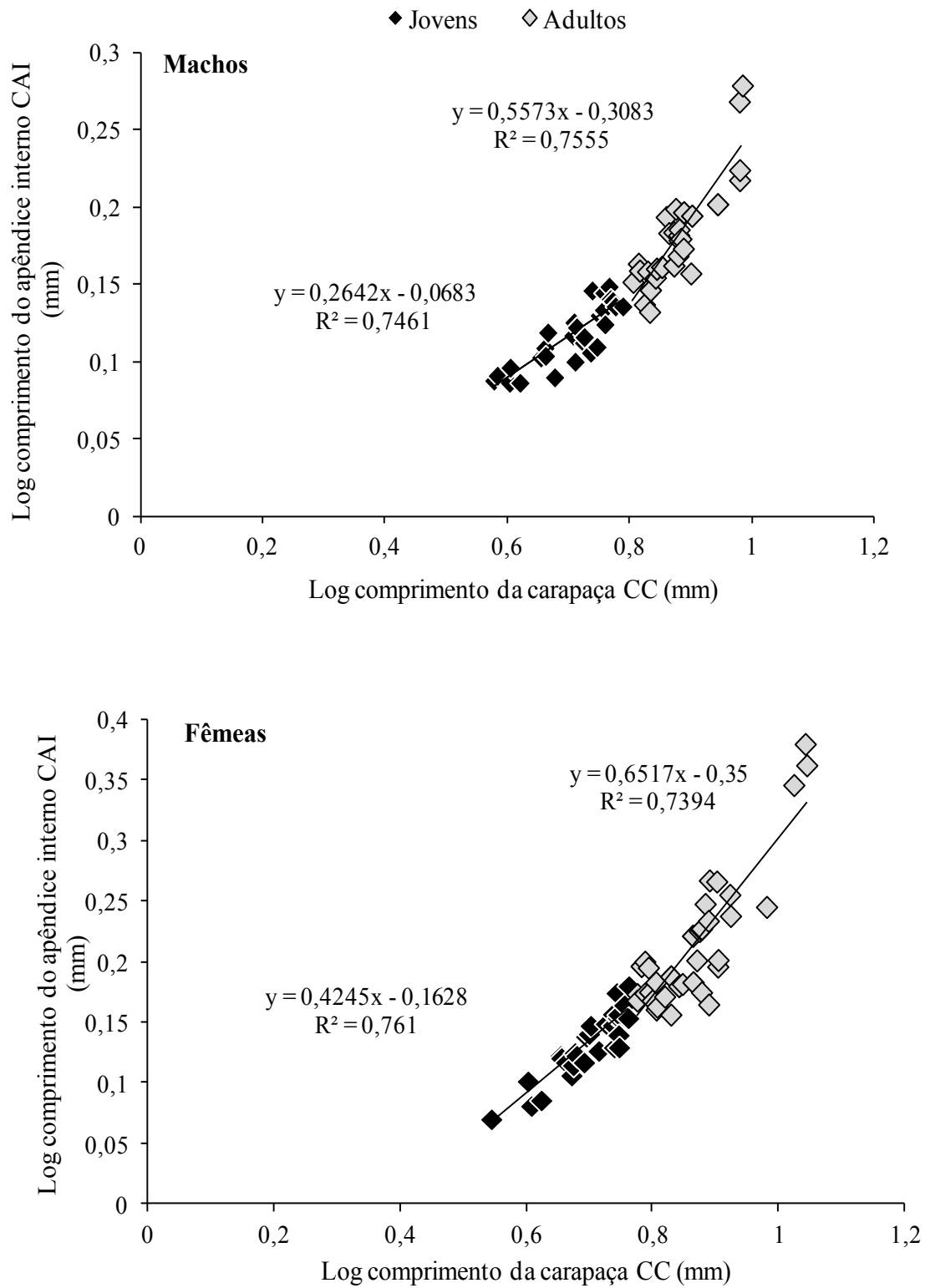


Figura 10. *Alpheus brasileiro* Anker, 2012. Dispersão dos pontos para as relações morfométricas de machos e fêmeas amostrados na região intermareal do estuário de Cananéia, São Paulo, Brasil.

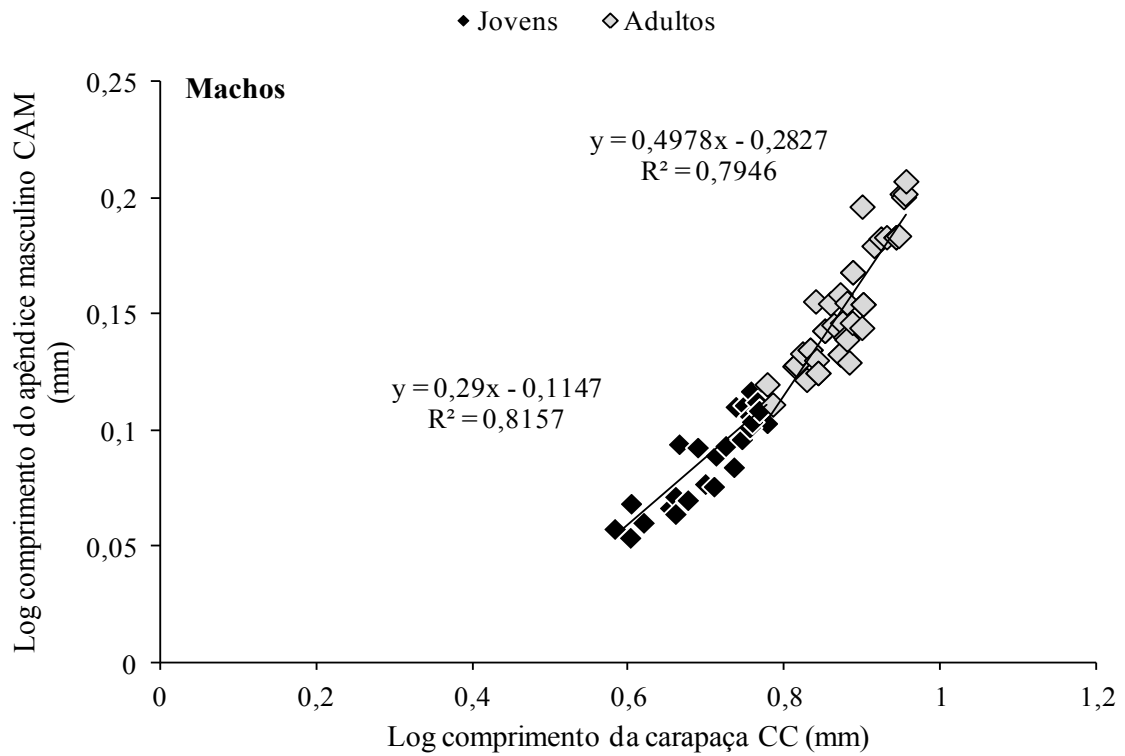


Figura 11. *Alpheus brasileiro* Anker, 2012. Dispersão dos pontos para as relações morfométricas de machos e fêmeas amostrados na região intermareal do estuário de Cananéia, São Paulo, Brasil.

Tabela 3. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Resultados da análise de covariância Ancova.

Relação	Fator (Grupo)	Par. (Log)	F	P
CP vs. CC	Machos (J vs. A)	a	0.121	0.727
		b	1.168	0.283
	Fêmeas (J vs. A)	a	-	-
		b	43.916	0.000*
CPQ vs. CC	Machos (J vs. A)	a	-	-
		b	16.873	0.000*
	Fêmeas (J vs. A)	a	15.939	0.000*
		b	2.003	0.160
LPQ vs. CC	Machos (J vs. A)	a	24.551	0.000*
		b	0.026	0.870
	Fêmeas (J vs. A)	a	16.814	0.000*
		b	0.252	0.616
APQ vs. CC	Machos (J vs. A)	a	33.231	0.000*
		b	0.320	0.572
	Fêmeas (J vs. A)	a	-	-
		b	10.035	0.002*
CAI vs. CC	Machos (J vs. A)	a	-	-
		b	28.148	0.000*
	Fêmeas (J vs. A)	a	-	-
		b	7.370	0.008*
CAM vs. CC	Machos (J vs. A)	a	-	-
		b	20.905	0.000*

Obs: comprimento do própodo do quelípodo (CPQ), largura do própodo do quelípodo (LPQ), altura do própodo do quelípodo (APQ), comprimento da segunda pleura abdominal (CP), comprimento do apêndice interno (CAI) e comprimento do apêndice masculino (CAM).

6.3. Estrutura da população

O comprimento da carapaça (CC) variou de 2,82 a 8,52 mm ($5,23 \pm 1,48$) nos machos e de 2,95 a 10,07 mm ($5,15 \pm 1,48$) nas fêmeas (Tabela 4). Em março, maio e julho de 2013, *A. brasileiro* foi mais abundante nas menores classes de tamanho, em contrapartida, em setembro e novembro de 2013 e janeiro de 2014, foram menos abundantes, porém nas maiores classes de tamanho (Tabela 5). Machos e fêmeas estão presentes em todas as classes de tamanho, porém, fêmeas portando ovos foram mais frequentes nas classes de tamanho entre 4 e 6 mm de comprimento de carapaça (Figura 12). Não houve diferença significativa no tamanho entre machos e fêmeas (*Mann-Whitney test*, $p > 0,05$).

As fêmeas com ovos estiveram presentes em quase todos os meses, com exceção de setembro/2013 e janeiro/2014, caracterizando o período reprodutivo como sazonal com picos em maio e julho/2013. Os indivíduos juvenis estiveram presentes em quase todos os meses, com exceção de janeiro/2014 e com picos em março maio e julho/2013, configurando também um evento sazonal (Figura 13).

Tabela 4. *Alpheus brasileiro* Anker, 2012. Estatística descritiva para cada categoria demográfica (CC = comprimento da carapaça, M = machos, F = fêmeas, FCO = fêmeas com ovos).

Sexo	N	CC (mm) Min-Max	Média ± dp.
M	92	2,82 – 8,52	$5,23 \pm 1,48$
F	59	2,95 – 10,01	$4,72 \pm 1,48$
FCO	35	4,81 – 10,07	$5,88 \pm 1,53$
Total	186	2,82 – 10,07	$5,19 \pm 1,47$

Tabela 5. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Estatística descritiva dos tamanhos mínimos e máximos de comprimento da carapaça CC (mm) para machos e fêmeas nos meses amostrados.

Meses	MACHOS			FÊMEAS			Total
	N	Min-Max	Média ± dp.	N	Min-Max	Média ± dp.	
mar/13	14	2,93-6,66	4,58-1,21	20	2,95-5,39	4,26-1,18	34
mai/13	31	2,89-7,76	4,78-1,22	28	2,96-5,74	4,45-1,21	59
jul/13	28	2,82-6,70	5,35-1,16	27	3,05-7,38	5,47-1,14	55
set/13	3	4,10-6,57	5,07-1,20	2	3,72-5,13	4,42-1,15	5
nov/13	12	3,50-8,52	6,76-1,72	11	3,20-10,07	7,38-1,91	23
jan/14	4	4,82-6,22	5,63-0,69	6	5,21-6,97	6,39-0,56	10

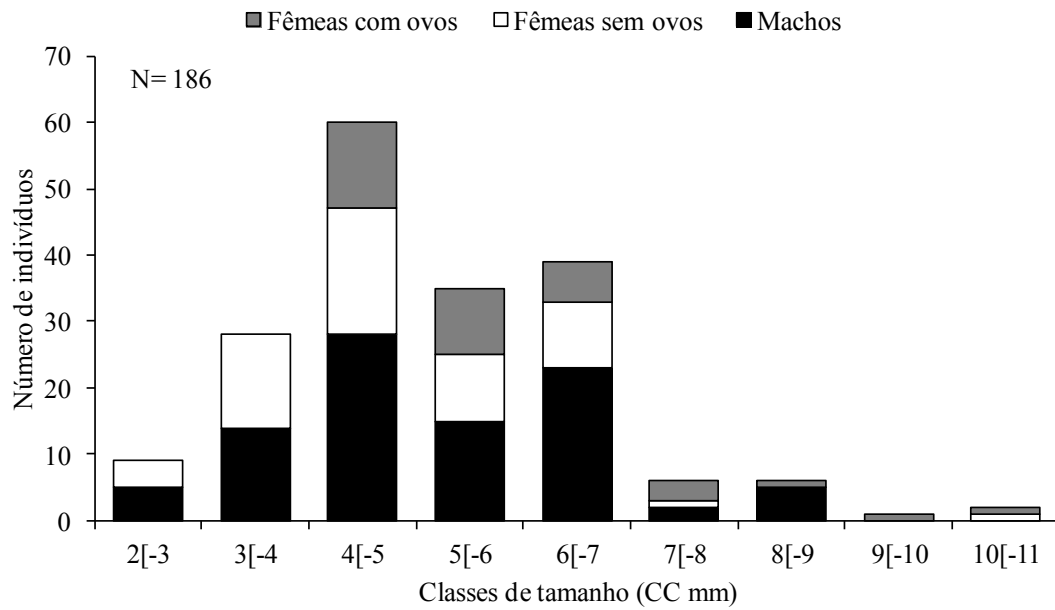


Figura 12. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Distribuição de frequência de tamanho dos indivíduos coletados em Cananéia – SP de março/2013 a janeiro/2014. (CC: comprimento da carapaça).

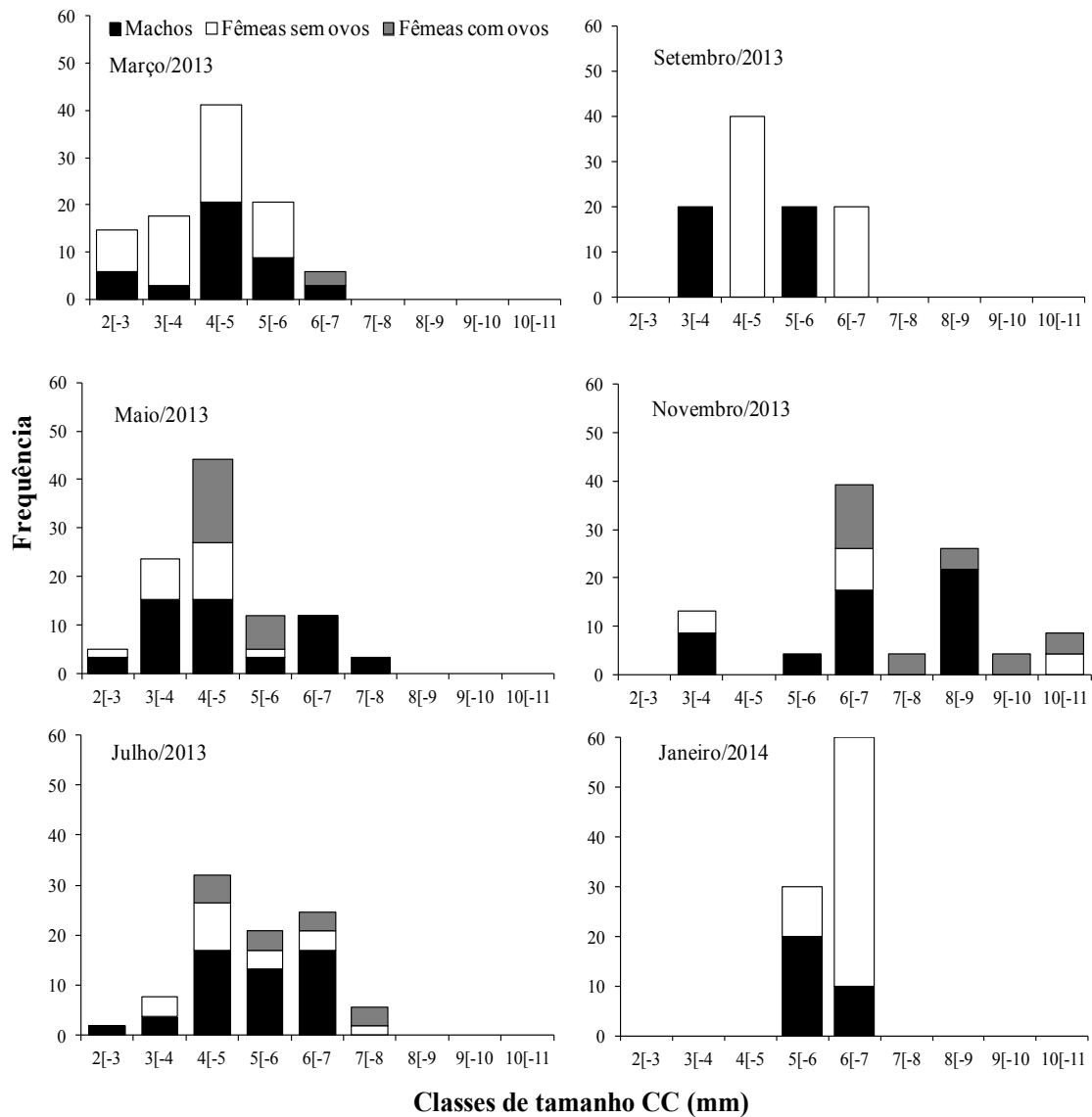


Figura 13. *Alpheus brasileiro* Anker, 2012. Frequência dos indivíduos por classes de tamanho (CC: comprimento da carapaça) coletados em Cananéia, São Paulo, Brasil.

Fêmeas com ovos e juvenis não apresentaram uma correlação significativa com a temperatura, salinidade e com a precipitação (Análise de redundância canônica, $p > 0,05$). Porém, foi possível observar um sincronismo das fêmeas com ovos em meses em que os valores de temperatura da água eram menores, entre 19,5 e 20°C (Figura 14-A),

os picos de fêmeas com ovos ocorreram em dois dos três meses com os maiores valores de salinidade e menores valores de precipitação (Figura 14-B e C).

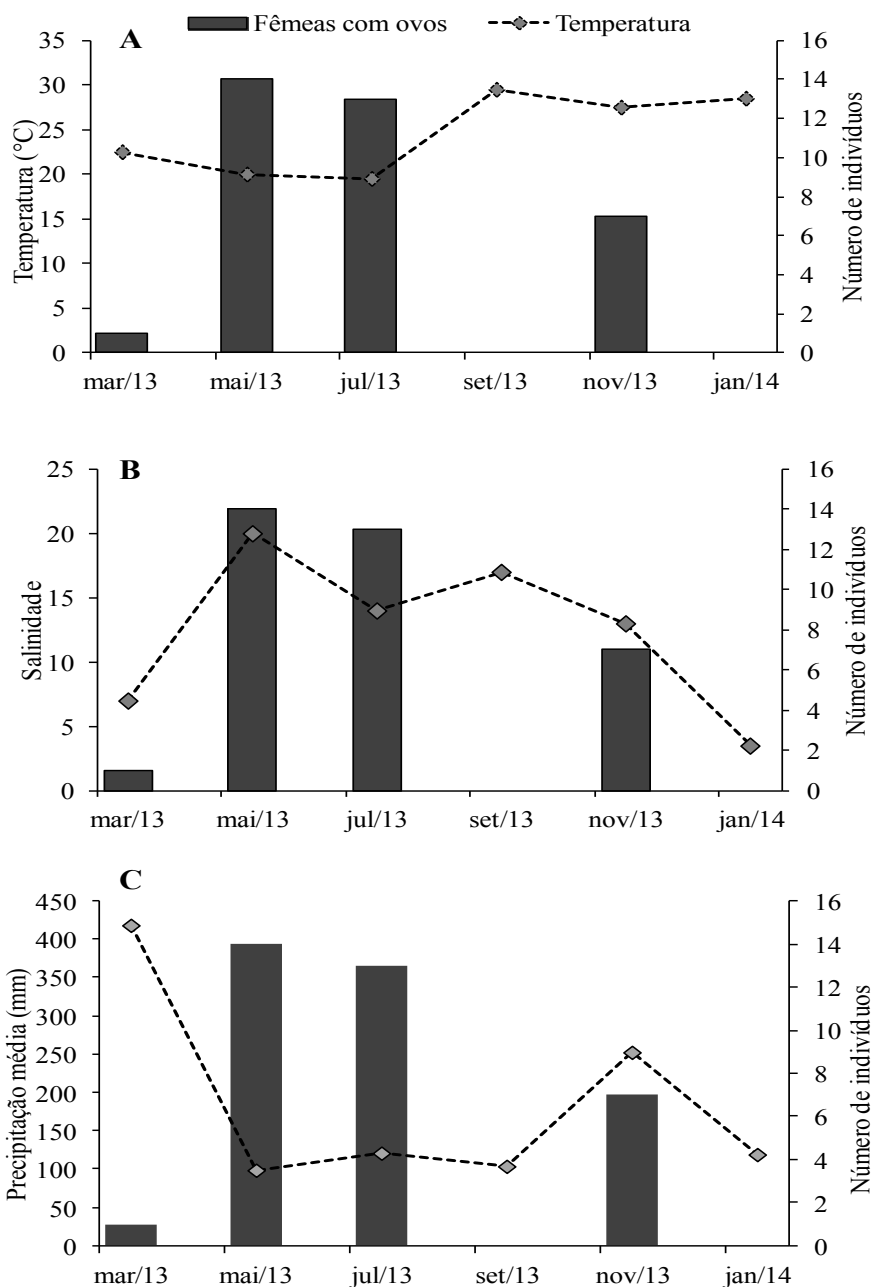


Figura 14. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Valores de temperatura (A), salinidade (B) e precipitação média (C) em relação ao número de fêmeas com ovos amostrados bimestralmente na região intermareal de Cananéia, São Paulo, Brasil.

6.4. Razão sexual

A razão sexual foi desviada para machos em quase todos os meses amostrados, com exceção de março/2013. Porém, não houve diferença significativa (χ^2 , $p > 0,05$) (Tabela 6). Também não houve diferença significativa na razão sexual (χ^2 , $p > 0,05$) em cada uma das classes de tamanho (Tabela 7).

Tabela 6. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Proporção bimestral de machos e fêmeas durante o período de março de 2013 a janeiro de 2014.

Mês	M	F	Total	Valor de p	χ^2	Razão (M:F)
Mar/13	14	20	34	0.300	1.05	0.411
Mai/13	31	28	59	0.690	0.15	0.525
Jul/13	28	27	55	0.890	0.01	0.509
Set/13	3	2	5	-	-	-
Nov/13	12	11	23	0.830	0.04	0.521
Jan/14	4	6	10	-	-	-
Total	92	94	186	0.883	0.02	0.494

Obs: O teste não foi aplicado nos meses com um número inferior a vinte indivíduos amostrados ou com ausência de um dos sexos.

Tabela 7. *Alpheus brasiliensis* Anker, 2012. Proporção bimestral de machos e fêmeas por classes de comprimento de carapaça CC (mm).

Classes (CC)	M	F	Total	Valor de p	χ^2	Razão (M:F)
2[-3	5	4	9	-	-	-
3[-4	14	14	28	1	0,00	0.500
4[-5	28	32	60	0,695	0,266	0.466
5[-6	15	20	35	0,398	0.714	0.428
6[-7	23	16	39	0,262	1,256	0.589
7[-8	2	4	6	-	-	-
8[-9	5	1	6	-	-	-
9[-10	0	1	1	-	-	-
10[-11	0	2	2	-	-	-
Total	92	94	186	0.883	0.02	0.494

Obs: O teste não foi aplicado nas classes de tamanho com um número inferior a vinte indivíduos amostrados ou com ausência de um dos sexos.

6.5. Pareamento

Durante o período de estudo, 42 pares (macho e fêmea) foram capturados. O tamanho dos machos pareados variou de 3,57 a 7,76, e nas fêmeas de 3,72 a 7,81 mm de CC. O tamanho médio dos machos pareados foi de $5,40 \pm 1,50$, e das fêmeas $5,52 \pm 1,50$. Não observou diferença estatística entre os tamanhos (*test T-Student*, $p > 0,05$). Os casais na população estiveram presentes em todos os meses estudados. Em 31 dos 42 pares havia fêmeas portando ovos, sendo em maio quando foram registradas as maiores frequências (Figura 15).

Constatou-se uma correlação positiva entre o comprimento da carapaça (CC mm) de machos e fêmeas (Correlação de Sperman, $p < 0,05$) (Figura 16).

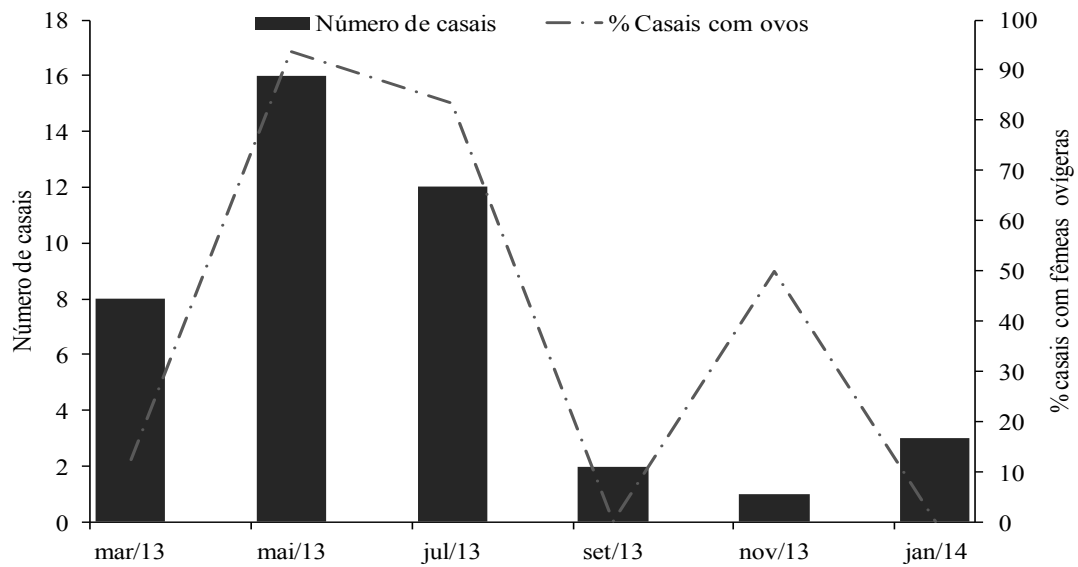


Figura 15. *Alpheus brasileiro* Anker, 2012. Número de machos e fêmeas pareados e a frequência de fêmeas ovígeras coletadas bimestralmente de março de 2013 a janeiro de 2014 na região intermareal de Cananéia, São Paulo, Brasil.

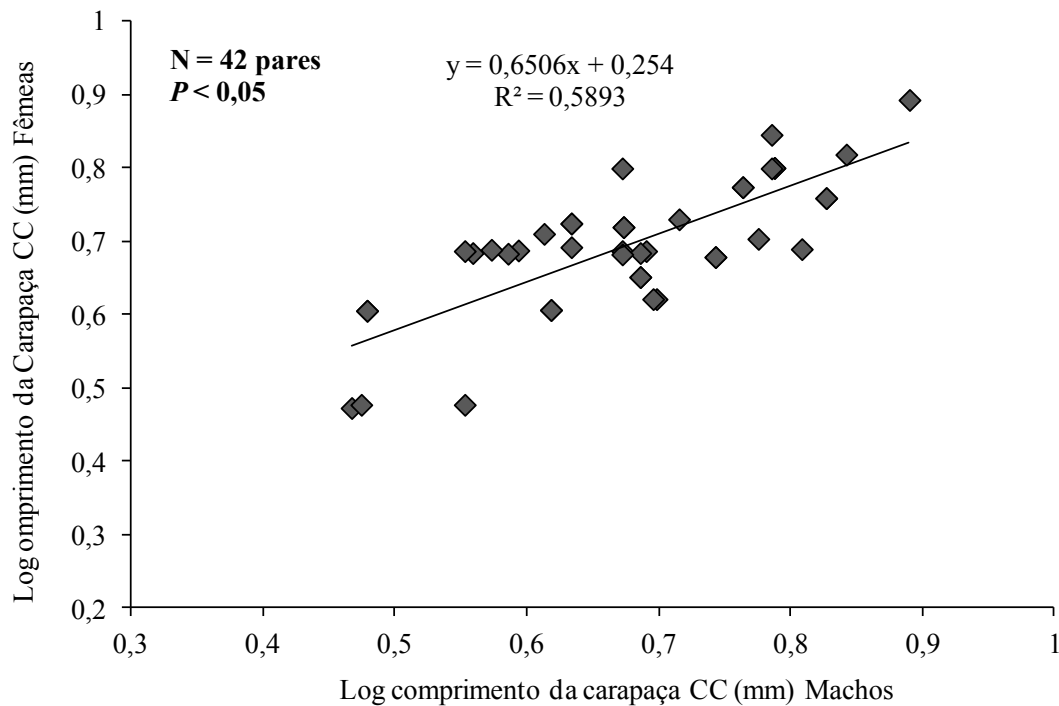


Figura 16. *Alpheus brasileiro* Anker, 2012. Correlação entre o comprimento da carapaça CC (mm) de fêmeas e machos pareados durante março de 2013 a janeiro de 2014 na região intermareal de Cananéia, São Paulo, Brasil.

6.6. Fecundidade

A fecundidade média nos estágios de desenvolvimento embrionário inicial, intermediário e final pode ser observada na Tabela 8.

Para a análise da fecundidade, foram utilizadas as fêmeas portando ovos no estágio inicial de desenvolvimento embrionário. A fecundidade média calculada referente a 28 fêmeas foi de $148,53 \pm 93,37$. Houve uma correlação positiva entre o número de ovos e o comprimento da carapaça (Spearman, $p < 0,05$), evidenciando um aumento proporcional do número de ovos com o tamanho das fêmeas (Figura 17).

Tabela 8. *Alpheus brasileiro* Anker 2012. Fecundidade média nos três estágios de desenvolvimento dos ovos.

Estágio	Número de fêmeas	CC (mm) Min - Max	Fecundidade Média ± dp.
Inicial	28	5,30 – 8,37	148,53 ± 93,37
Intermediário	4	6,28 – 7,75	168,51 ± 52,97
Final	3	5,88 – 7,26	186,66 ± 181,85

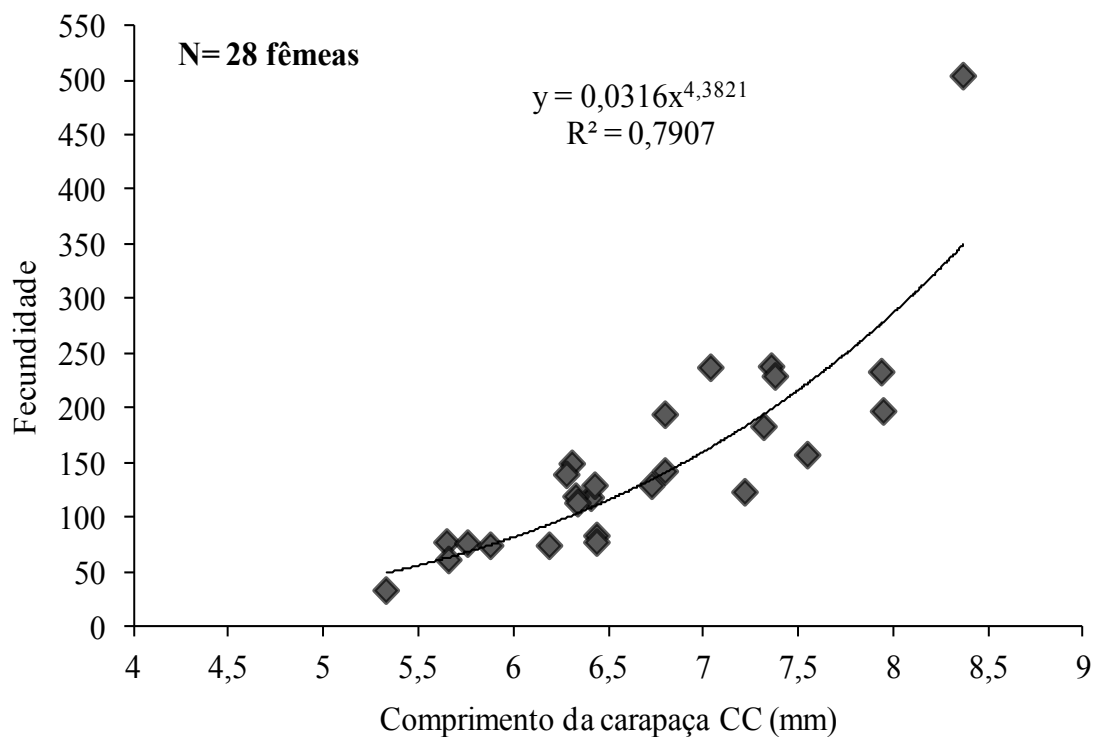


Figura 17. *Alpheus brasileiro* Anker 2012. Correlação entre comprimento da carapaça CC (mm) e fecundidade de fêmeas com ovos em estágio inicial de desenvolvimento.

7. Discussão

7. Discussão

7.1. Crescimento Relativo, Maturidade sexual morfológica e funcional

Ambos os sexos de *A. brasileiro* apresentaram tamanho corporal similares, mesmo sendo os machos menores, não foi uma diferença significativa. No entanto, ao analisar as estruturas corpóreas separadamente, algumas diferenças puderam ser notadas, principalmente entre as categorias demográficas juvenis e adultas.

O crescimento alométrico negativo nos jovens, seguido de alométrico positivo nos adultos para a segunda pleura abdominal em fêmeas consiste em uma característica que pode ser fundamental quando se trata de reprodução. A segunda pleura nos carídeos, assim como os três primeiros segmentos abdominais, enquadra-se neste aspecto, pois apresenta alterações morfológicas durante o crescimento que proporcionam a melhor alocação e incubação dos ovos (BAUER, 2004). Portanto, o aumento no crescimento desta estrutura nas fêmeas adultas torna-se fundamental, proporcionando a incubação de um número maior de ovos, podendo refletir no esforço reprodutivo de *A. brasileiro*.

Nos machos jovens e adultos, o crescimento da segunda pleura abdominal foi alométrico negativo, portanto em ambas as fases esta estrutura cresce em proporções menores em relação ao corpo. Apesar de o apêndice masculino estar sob a segunda pleura abdominal, trata-se de uma estrutura pequena e o aumento em seu tamanho provavelmente não influenciaria em seu potencial reprodutivo.

Outra relação que apresentou diferença no crescimento entre jovens e adultos foi o comprimento do própodo do quelípodo em machos, no qual jovens apresentaram crescimento alométrico negativo e os adultos, alométrico positivo. A diferença de

crescimento nesta estrutura entre machos jovens e adultos é comumente encontrada em caranguejos, e está relacionada aos comportamentos agonísticos como disputas por território e por fêmeas, corte de fêmeas e nas relações interespecíficas como proteção contra predadores (HARTNOLL, 1974). Alterações no crescimento dos adultos em relação aos juvenis podem ser encontradas em representantes de crustáceos, peixes, “répteis”, anfíbios e plantas, que ao atingirem a maturidade sexual diminuem o investimento energético em crescimento decorrente do direcionamento para a reprodução (TAYLOR & GABRIEL, 1992).

No gênero *Alpheus* não há estudos direcionados ao crescimento relativo, portanto um possível padrão de crescimento das estruturas corpóreas ainda é desconhecido. Sabe-se que, quando presente, o dimorfismo sexual em estruturas corpóreas ocorre principalmente no quelípodo, seja em tamanho ou forma (ANKER *et al.*, 2006). O aumento de crescimento desta estrutura em machos adultos pode refletir no seu sucesso reprodutivo, principalmente tratando-se de uma espécie que vive em casais e que apresenta um marcado comportamento agonístico, uma vez que, estes comportamentos são acompanhados de adaptações morfológicas como, por exemplo, aumento no crescimento dos quelípodos, estrutura importante nas disputas e guarda de fêmeas (CORREA *et al.*, 2003).

No caso do sistema de casais ou pareamento, os machos protegem as fêmeas de possíveis competidores presentes nos arredores do refúgio durante a incubação dos ovos, além de protegê-la durante a liberação das larvas, desta forma, o tamanho da estrutura de defesa é um fator determinante (CORREA *et al.*, 2003). Ou seja, assim como nos caranguejos, em *A. brasileiro*, o própodo do quelípodo, principalmente nos adultos, também exerce uma grande influência no sucesso reprodutivo dos machos.

Nas fêmeas jovens e adultas, o crescimento do própodo do quelípodo foi alométrico negativo. Essa diferença de crescimento do quelípodo entre machos e fêmeas, assim como, no crescimento da segunda pleura abdominal, evidencia estratégias distintas no direcionamento energético entre os sexos. Ou seja, os machos investem mais no crescimento do quelípodo, buscando maiores chances de sucesso nos comportamentos agonísticos, como disputa ou defesa das fêmeas contra possíveis competidores que estejam à procura delas para estabelecerem o pareamento. Já as fêmeas investem mais no crescimento da segunda pleura abdominal proporcionando um espaço maior para a incubação dos ovos, aumentando seu potencial reprodutivo (BAUER 2004).

Para as demais relações com a largura e a altura do própodo do quelípodo não houve diferença no crescimento da fase jovem para a adulta em ambos os sexos. Tal fato foi constatado também para o comprimento do apêndice interno e apêndice masculino. Apesar de *A. brasileiro* ser gonocórico, apresentou crescimento alométrico negativo do apêndice masculino nos adultos, padrão característico, segundo BAUER, (2000) de espécies hermafroditas protândricas em que ocorre a diminuição desta estrutura ao sofrerem a reversão sexual.

O crescimento alométrico negativo do apêndice masculino também foi constatado para *Lysmata californica* Stimpson, 1866 (BAUER & NEWMAN, 2004) e *Thor manningi* Chace, 1972 (BAUER, 1986). Uma hipótese seria que a alta intensidade dos comportamentos agonísticos e a pressão de predação existentes promovam um alto investimento energético no crescimento corporal dos indivíduos, sobressaindo ao investimento no crescimento do apêndice masculino.

Os valores estimados para o tamanho em que atingem a maturidade sexual morfológica também foram semelhantes, e inclusive ocorreu na mesma classe de

tamanho. Porém, as fêmeas atingiram a maturidade em tamanhos um pouco maiores. Esta diferença, mesmo que mínima, pode ser um reflexo do comportamento da espécie. Outro representante do gênero *Alpheus heterochaelis* apresentou um comportamento agonístico no qual as fêmeas tiveram preferência por machos de tamanho igual ou um pouco menores (NOLAN & SALMON, 1970). No caso de uma disputa entre o macho pareado e um macho intruso, as fêmeas maiores correm menor risco de serem expulsas dos abrigos durante este comportamento agonístico, evitando uma maior exposição a predadores (RAHMAN *et al.*, 2003), e o mesmo pode ocorrer em *A. brasileiro*.

O tamanho em que uma espécie atinge a maturidade sexual morfológica pode variar de acordo com muitos fatores ambientais e genéticos (SASTRY, 1983). Mudanças na disponibilidade de alimento e interações ecológicas, como competição, predação e parasitismo, afetam o direcionamento energético para a reprodução (HEINO & KAITALA 1999). No contexto da competição com outros machos para a defesa da fêmea pareada, o própodo do quelípodo em *A. brasileiro*, mesmo que indiretamente, apresenta grande importância na reprodução, mostrando-se uma estrutura adequada para a estimativa do tamanho em que esta espécie atinge a maturidade sexual morfológica.

Nas fêmeas de *A. brasileiro*, assim como em outras espécies de carídeos, a pleura foi a estrutura que melhor indicou o tamanho em que as fêmeas atingem a maturidade sexual morfológica. Nos carídeos, os três primeiros segmentos abdominais, com destaque para a segunda pleura abdominal, propiciam a melhor disposição e incubação dos embriões (BAUER, 2004). Outro fator que reflete no tamanho em que atingem a maturidade é o investimento reprodutivo, principalmente em fêmeas, no qual o tamanho reflete na prole final, ou seja, fêmeas que atingem a maturidade em tamanhos maiores podem comumente incubar mais ovos e gerar uma prole maior (BAUER, 2004).

A maturidade funcional foi maior, porém, próximo ao valor estimado para a maturidade sexual morfológica, indicando que, mesmo apresentando densidade populacional baixa, as fêmeas formam casais para a reprodução logo após atingirem a maturidade sexual morfológica.

7.2. Estrutura da População

Em espécies que apresentam um sistema monogâmico de acasalamento, comumente encontrado no gênero *Alpheus*, a diferença no tamanho entre machos e fêmeas é mínima, segundo CORREA & THIEL (2003a). Tal fato explica os resultados encontrados aqui para *A. brasileiro*. Isto se deve a uma seleção que ocorre antes da formação dos casais em que, o tamanho dos indivíduos é um fator determinante. Por exemplo, indivíduos com tamanhos muito distintos provavelmente não formariam casais (RODRIGUES *et al.*, 2009).

Em outras espécies do gênero, os machos também apresentaram tamanhos menores comparados às fêmeas, como, por exemplo, em *Alpheus inca* (BOLTAÑA & THIEL, 2001), *Alpheus normanni* Kingsley, 1878 e *Alpheus heterochaelis* (NOLAN & SALMON, 1980) e *Alpheus armillatus* (MOSSOLIN *et al.*, 2006). Nos representantes do gênero *Alpheus* mesmo quando machos ou fêmeas apresentam pequenas diferenças no tamanho, o dimorfismo em tamanho não é expressivo (BAUER, 2004).

Alpheus brasileiro apresentou uma divergência em relação aos padrões reprodutivos esperados para espécies de regiões tropicais e subtropicais, no qual a reprodução é intensificada nos meses mais quentes (ASACURA & KIKUCHI, 1984). Fêmeas com ovos foram mais abundantes nos menores valores de temperatura, sendo possível observar um sincronismo em meses que as temperaturas da água estavam mais

baixas. Porém, por tratar-se de regiões tropicais e subtropicais, a variação da temperatura durante o ano não apresenta alta sazonalidade, como quando comparadas a regiões temperadas (MIRANDA & MANTELATTO, 2009), portanto a temperatura não parece ser o fator determinante para a reprodução de *A. brasileiro*.

A precipitação também pode influenciar na frequência de indivíduos da população em escala temporal, pois está diretamente relacionada à disponibilidade de alimento, resultante do carregamento de nutrientes de áreas continentais para o ambiente aquático, e à concentração da salinidade (SASTRY, 1983). Ambientes estuarinos apresentam alto nível de nutrientes constantemente durante o ano, portanto as espécies presentes neste ecossistema são beneficiadas pela constante disponibilidade de alimento (LEVINTON, 1995).

Apesar de não haver correlação significativa com a salinidade, os picos de fêmeas com ovos ocorreram em dois dos três meses com os maiores valores desse fator. Portanto, uma hipótese seria que a reprodução nesta espécie está associada a um gradiente de salinidade ideal, no qual, em condições que distanciem-se desse gradiente, como em situações de diminuição acentuada da salinidade devido a longos períodos de precipitação, a reprodução seria prejudicada. Esta hipótese é reforçada pelo fato de o período reprodutivo coincidir exatamente com o período em que a precipitação foi menor.

A reprodução se caracterizou sazonal descontínua com fêmeas portando ovos em todas as estações, porém não em todos os meses e com picos no outono, inverno e na primavera. Diferentemente do encontrado neste estudo PAVANELLI *et al.*, (2008) constataram um período reprodutivo sazonal contínuo para *Alpheus carlae* comum para espécies tropicais e subtropicais. Em estudos com crustáceos de regiões temperadas, a reprodução geralmente é sazonal, com pico nos meses quentes, enquanto que nos

animais de áreas tropicais e subtropicais, a reprodução é comumente contínua ao longo do ano e com alguns picos (ASAKURA & KIKUCHI, 1984). Porém, *A. brasileiro* mostrou-se como uma exceção ao padrão esperado para espécies tropicais e subtropicais.

O recrutamento pode apresentar grandes variações nas populações de Alpheidae, sendo encontrado desde padrão contínuo, como em *Synalpheus longicarpus*, Herrick, 1891 (ERDMAN & BLAKE, 1987) e *Alpheus dentipes* Guérin, 1832 (FERNÁNDEZ-MUÑOZ & GARCIA-RASO, 1987), até padrão sazonal, como em *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière, 1909 (FELDER, 1982).

O recrutamento caracterizou-se sazonal com picos na abundância de juvenis em maio, março e julho de 2013. Este tipo de recrutamento também diverge do recrutamento contínuo, que é comumente encontrado em regiões tropicais e subtropicais, com recrutas durante todo o ano (VERGAMINI & MANTELATTO, 2008). A intensidade do recrutamento está associada a diversos fatores, entre eles a alta variação temporal na produção de embriões da população e a variação temporal da mortalidade das lavas planctônicas ou dos juvenis (BAUER, 1989).

7.3. Razão sexual e Pareamento

A razão sexual de *A. brasileiro* está diretamente relacionada ao seu comportamento de pareamento, no qual proporciona uma distribuição mais uniforme de machos e fêmeas na população. Esta característica também foi encontrada em *Alpheus angulosus* McClure, 2002 (MATHEWS, 2002), *Alpheus armatus* Rathbum, 1901 (KNOWLTON, 1980) e *A. carlae* (até então como *A. armillatus*) (MOSSOLIN *et al.*, 2006). O comportamento monogâmico social no qual ocorre a formação de pares em

espécies gonocóricas favorece a distribuição igualitária entre machos e fêmeas, resultando em uma proporção sexual próxima a 1:1 na população (CORREA & THIEL, 2003).

A distribuição de ambas as categorias demográficas, machos e fêmeas, no tempo e espaço, é um dos fatores que afeta diretamente a razão sexual (CORREA & THIEL, 2003a). Neste contexto, apesar de *A. brasileiro* apresentar uma razão sexual similar, quando analisado pontualmente, em cada mês coletado houve diferenças na razão sexual. Tal fato pode estar relacionado às variações nos parâmetros ambientais, como salinidade, temperatura e precipitação, por exemplo. Estas diferenças nos fatores ambientais, principalmente na salinidade, são características de zonas intermareais estuarinas (SASTRY, 1983). A região de Cananéia, além de apresentar abundantes precipitações, é irrigada por centenas de pequenos rios, influenciando sazonalmente na salinidade (MISHIMA, 1985).

A sincronização do ciclo reprodutivo, no qual ocorre a concentração de fêmeas receptivas no mesmo espaço de tempo, é outro fator que modula a razão sexual, favorecendo a mesma proporção de machos e fêmeas (MOREAU & RIGAUD, 2000). Em *A. brasileiro* a ausência ou pouco dimorfismo sexual no tamanho do corpo pode representar outro fator que interfere em sua razão sexual. Nos crustáceos, o dimorfismo sexual, tanto relacionado à morfologia quanto ao comportamento, reflete na seleção sexual (CORREA & THIEL, 2003b) e, conseqüentemente, na razão sexual da população.

Em termos evolutivos, o comportamento monogâmico social é considerado um dilema, no qual envolve uma série de questionamentos sobre as reais vantagens para uma espécie (MATHEWS, 2003). Geralmente, os machos investem menos energia na reprodução quando comparados às fêmeas, possibilitando que um único macho possa

copular com várias fêmeas (TRIVERS, 1972). Porém, ao apresentar o comportamento monogâmico social, um macho reduz a possibilidade de cópula a uma única fêmea, mesmo que apenas durante um ciclo reprodutivo (MATHEWS, 2003).

O comportamento monogâmico social é comumente encontrado em espécies com baixas densidades populacionais, em ambientes com alto risco de predação, em que o deslocamento dos indivíduos é reduzido, portanto abrigos, como tocas, são utilizados pelos casais (CORREA & THIEL, 2003; BAUER, 2004). *Alpheus brasileiro* enquadra-se nas características populacionais mencionadas anteriormente, ou seja, apresentou uma baixa densidade populacional, com casais vivendo em refúgios sob rochas, em um ambiente de alta pressão de predadores.

Existe uma série de fatores ecológicos e fisiológicos correlacionados com as associações monogâmicas presente em diversos táxons (MATHEWS, 2002). O comportamento de guarda da fêmea pelos machos antes, durante e após a cópula pode ter sido um dos precursores da monogamia social (KLEIMAN, 1977).

Apesar de haver a cooperação de ambos os sexos em funções de manutenção e defesa das tocas, quando trata-se de investimento em reprodução ainda neste tipo de sistema reprodutivo, são as fêmeas que despendem mais energia em atividades que vão além da produção dos ovos (MATHEWS, 2002). As fêmeas de camarões carídeos promovem uma série de ações que visam garantir o desenvolvimento dos embriões e a sobrevivência dos mesmos, como, por exemplo, a limpeza, a oxigenação e a retirada de ovos não fecundados evitando a proliferação de fungos e bactérias (MATHEWS, 2002).

As fêmeas de muitas espécies de Alpheidae estão sexualmente receptivas por um curto período de tempo após a muda (CORREA & THIEL, 2003), assim sendo, machos que apresentam comportamento de guarda de fêmeas, desde períodos anteriores à muda e que se estendem por certo período após a cópula, podem ter sido selecionados,

contribuindo assim para a evolução do comportamento monogâmico social neste táxon (MATHEWS, 2002).

O fato de um maior número de casais de *A. brasileiro* terem sido amostrados durante o período reprodutivo reforça essa teoria de evolução do comportamento monogâmico social. A formação de casais em *A. brasileiro* ocorreu em tamanhos inferiores ao que se atinge a maturidade sexual, evidenciando que o pareamento ocorre já em períodos anteriores ao primeiro ciclo reprodutivo. Como o período em que as fêmeas estão receptivas é curto (CORREA & THIEL, 2003), a formação de casais com antecedência pode diminuir os riscos de um macho não conseguir reproduzir durante um ciclo reprodutivo. A defesa de território em sistemas de casais, na qual ambos os sexos são responsáveis pela defesa e manutenção do território, também é encontrada em outros táxons, como peixes (FRICKE, 1986), anfíbios (LANG & JAEGER, 2000) e aves (COONEY & COCKBURN, 1995).

Em um estudo de avaliação da cooperação territorial com *Alpheus angulosus* MATHEWS (2002) constatou que, apesar da cooperação de ambos os sexos em todas as atividades, ocorre uma diferenciação de funções durante o pareamento, sendo que as fêmeas apresentam um maior gasto energético com a construção e manutenção das tocas. Em contrapartida, os machos são mais ativos na defesa do território, já na obtenção de alimento, tanto machos como fêmeas participam ativamente (MATHEWS, 2002).

Machos e fêmeas de *A. brasileiro* apresentaram uma correlação positiva entre o comprimento da carapaça, havendo uma tendência na formação de casais com tamanhos semelhantes. Esta correlação também foi encontrada em *A. estuariensis* Christoffersen, 1984 (COSTA-SOUZA *et al.*, 2014), *A. armatus* (NOLAN & SALMON, 1970), *A. inca* Wicksten & Méndez G, 1981 (KNOWLTON, 1980) e *A. heterochaelis* (BOLTAÑA &

THIEL, 2001), mostrando-se uma característica comum em espécies que apresentam o sistema de pareamento heterossexual.

Uma das explicações para a formação de casais com tamanhos similares está no intenso comportamento agonístico durante o estabelecimento do pareamento, no qual fêmeas menores acabam desistindo do pareamento e fugindo, porém fêmeas maiores permanecem até o final do comportamento agonístico estabelecendo o pareamento (NOLAN & SALMON, 1970).

7.4. Fecundidade

Uma série de fatores pode influenciar na produção de ovos, desde fatores genéticos até ambientais, como salinidade, a temperatura e o fotoperíodo (SASTRY, 1983). O camarão-de-estalo *A. brasileiro* apresentou uma fecundidade menor quando comparado a outros representantes da família Alpheidae já estudados, inclusive representantes do complexo *Alpheus armillatus* o que pode ser reflexo de diferenças nos fatores citados anteriormente (Tabela 9).

Tabela 9. Tamanho e fecundidade de espécies da família Alpheidae. Dados obtidos a partir de ovos em estágio inicial de desenvolvimento. Adaptada de Pavanelli *et al.* (2008). (CC = comprimento da carapaça – mm).

Espécies	N	CC		FECUNDIDADE		Localidade	Referência
		Min	Max	Min	Max		
<i>Alpheus calae</i>	31	7,7	14,1	42	1979	Litoral norte de São Paulo, Brasil	PAVANELLI <i>et al.</i> , 2008
<i>Alpheus nuttingi</i>	27	11	18,6	949	4222	Litoral norte, São Paulo, Brasil	PAVANELLI <i>et al.</i> , 2010
<i>Alpheus e. euphrosyne</i>	41	11	19,2	141	1553	Cochin, India	HARIKRISHNAN <i>et al.</i> , 2010
<i>Alpheus estuariensis</i>	46	7,5	12,2	33	443	Bahia, Brasil	COSTA-SOUZA <i>et al.</i> , 2014
<i>Alpheus normanni</i>	7	4,1	7,4	68	584	Porto Rico	BAUER, 1991
<i>Alpheus armillatus</i>	4	7,4	8,8	146	504	Florida, USA	COREY e REID, 1991
<i>Alpheus brasileiro</i>	28	5,3	8,37	32	503	Litoral sul de São Paulo, Brasil	PRESENTE ESTUDO

Outro fator a ser considerado na produção dos ovos nos crustáceos é a disponibilidade e a qualidade em termos energéticos dos recursos alimentares (CAVALLI *et al.*, 1999). O desenvolvimento gonadal e, conseqüentemente, a produção de ovos podem ser prejudicados em situações de baixa disponibilidade de alimento (BERTINI & BAEZA, 2014). Desta forma, a fecundidade pode apresentar uma ampla variação inter e intraespecífica (COREY & REID, 1991).

Além da variação na fecundidade entre populações, também pode ocorrer entre os estágios de desenvolvimento (COREY & REID, 1991). Nos representantes da infraordem Caridea é comum serem encontradas mudanças na fecundidade durante o desenvolvimento embrionário (WEHRTMANN & LARDIES, 1999). Não foi possível constatar esta mudança na fecundidade de *A. brasileiro* uma vez que o número de fêmeas com ovos nos estágios intermediário e final não foram suficientes para esta análise. Porém, foi possível verificar a grande amplitude na quantidade de ovos.

A alteração da fecundidade entre as fases de desenvolvimento pode ter como causa a infestação por parasitas, em alguns casos o canibalismo materno, ou até mesmo os riscos que se intensificam com o aumento no tempo em que os ovos estão sendo incubados, como o atrito dos ovos com o substrato (BALASUNDARAM & PANDIAN, 1982). Outro fator que influencia na sobrevivência dos embriões é a limpeza da massa de ovos. Nas fêmeas de carídeos, os apêndices quelados são utilizados, entre outras funções, na limpeza da massa de ovos, retirando ovos não fecundados e detritos, evitando assim a proliferação bacteriana nos ovos fecundados (BAUER, 2004).

A fecundidade em *A. brasileiro* apresentou uma correlação positiva com o tamanho corporal, ou seja, com o aumento do comprimento da carapaça também ocorreu um aumento no número de ovos. O tamanho da fêmea é considerado o principal

fator determinante na fecundidade, sendo que fêmeas maiores apresentam maiores fecundidades em relação às fêmeas menores (COREY & REID, 1991). Segundo o mesmo autor, quanto maior a fêmea, mais espaço haverá para a acomodação dos ovos no abdome da fêmea. Esta correlação também foi encontrada para outras espécies, como *A. estuariensis* (COSTA-SOUZA, 2014), *A. calae* (PAVANELLI *et al.*, 2008 e 2010) e *A. euphrosyne* De Man, 1987 (HARIKRISHNAN *et al.*, 2010).

Tendo em vista que a caracterização estrutural de populações é de fundamental importância para o estabelecimento de medidas que visem à manutenção dos recursos naturais, e que as informações geradas podem ser empregadas em trabalhos ecológicos subsidiando métodos de proteção da espécie, este estudo apresentou informações importantes sobre a dinâmica populacional de *A. brasileiro* como os seus padrões de crescimento corporal e maturidade sexual morfológica e funcional, período reprodutivo e recrutamento, razão sexual, pareamento heterossexual e a fecundidade.

8. Referências

8. Referências

ALMEIDA, A. O.; ANKER, A. 2011. *Alpheus rudolphi* spec. nov. a new snapping shrimp from northeastern Brazil (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). Zoologische Mededelingen, v. 85, n. 1, p. 1-10.

ALMEIDA, A. O.; MANTELATTO, F. L. 2013. Extension of the know southern distributions of three estuarine snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1779 (Caridea, Alpheidae) in South America. Crustaceana, v.86, p. 1715-1722.

ANGER, K.; MOREIRA, S. G. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. Journal of Crustacean Biology, v. 18, n. 4, p. 823-838.

ANKER, A. 2001. Two new species of snapping shrimps from the Indo-Pacific, with remarks on colour patterns and sibling species in Alpheidae (Crustacea: Caridea). Raffles Bulletin of Zoology, v.49, p. 57 - 72.

ANKER, A. 2012. Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species. Zootaxa, v. 3386, p. 109.

ANKER, A.; AHYONG, S. T.; NOËL, P. Y; PALMER, A. R. 2006. Morphological phylogeny of Alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. Evolution, v. 60, n. 12, p. 2507 - 2528.

ANKER, A.; DWORSCHAK, P. C. 2007. *Jengalpheops rufus* gen. nov., a New Commensal Alpheid Shrimp from the Philippines (Crustacea: Decapoda). Zoological Studies, v. 46, n. 3, p. 290 – 302.

ASAKURA, A., KIKUCHI, T. 1984. Population ecology of the sand dwelling hermit crab, *Diogenes nitidimanus* Terao. 2. Migration and life history. Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, v. 7, p. 109 - 123.

BALASUNDARAM, C.; PANDIAN, T. J. 1982. Egg loss during incubation in *Macrobrachium nobilii*. Journal of Experimental Marine Biology, v. 59, p. 289 - 299.

BAUER, R. T. 1989. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. Journal of Experimental Biology and Ecology, v. 127, p. 175 - 187.

BAUER, R. T. 2000. Simultaneous hermaphroditism in Caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. Journal of Crustacean Biology, v. 20, n. 2, p. 116 - 128.

BAUER, R. T. 2004. Remarkable shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma press, USA. Marine resources Library, 282 p.

BAUER, R. T.; NEWMAN, W.A. 2004. Protandric Simultaneous Hermaphroditism in the Marine Shrimp *Lysmata californica* (Caridea: Hippolytidae). Journal of Crustacean Biology, v. 24, n. 1, p. 131 - 139.

BAUER, R.T. 1986. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. Biol. Bull, v. 170, p. 11 - 31.

BAUER, R.T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. Invertebrate Reproduction and Development, v. 22, p. 193 - 202.

BEER, C. F.; SWANEPOEL, J. W. H. 1999. Simple and effective number-of-bins circumference selectors for a histogram. Statistics and Computing, v. 9, p. 27 - 35.

BERTINI, G.; BAEZA, A. 2014. Fecundity and fertility in a freshwater population of the neotropical amphidromous shrimp *Macrobrachium acanthurus* from the southeastern Atlantic. *Invertebrate Reproduction and Development*, v. 58, n. 3, p. 207 – 217.

BERTINI, G.; FRANSOZO, A.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2010. Brachyuran soft-bottom assemblage from marine shallow waters in the southeastern Brazilian littoral. *Mar Biodiv*, v. 40, p. 277 - 291.

BOLTÑA, S.; THIEL, M. 2001. Associations between two species of snapping shrimp, *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 81, p. 633 - 638.

BRANCO, J. O.; HILLESHEIM, J. C.; FRACASSO, A. A.; CHRISTOFFERSEN, M. L.; EVANGELISTA, C. L. 2010. Bioecology of the Ghost crab *Ocypode quadrata* (Fabricius, 1787) (Crustacea, Brachyura) Compared with other intertidal crabs in the Southwestern Atlantic. *Journal of Shellfish Research*, v. 29, n. 2, p. 503 - 512.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. 2007. *Invertebrados*, segunda edição. Editora Guanabara Koogan S. A. 968 p.

CASTIGLIONI, D. S.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 2006. Ciclo reprodutivo do caranguejo violinista *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) habitante de um estuário degradado em Paraty, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 23, n. 2, p. 331 - 339.

CAVALLI, R. O.; LAVENS, P.; SORGELOOS, P. 1999. Performance of *Macrobrachium rosenbergii* broodstock fed diets with different fatty acid composition. *Aquaculture*, v. 179, p. 387 - 402.

CHACE, F. A. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a Summary of the West Indian shallow-water Species (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smithsonian Contributions to Zoology, n. 98, 176p.

CHACUR, M. M.; NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 1999. Aspectos biológicos do camarão-espinho *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Crustacea, Caridea, Hippolytidae). Revista Brasileira de Biologia, São Carlos. v. 59, n.1, p. 173 - 181.

COONEY, R.; COCKBURN, A. 1995. Territorial defence is the major function of female song in the superb fairy-wren, *Malurus cyaneus*. Animal Behaviour, v. 49, p. 1634 - 1647.

COREY, S.; REID, D. M. 1991. Comparative fecundity of decapods crustaceans I. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimps. Crustaceana, v. 60, p. 271 - 294.

CORREA, C.; BAEZA, J. A.; HINOJOSA, I. A.; THIEL, M. 2003. Male dominance hierarchy and mating tactics in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). Journal of Crustacean Biology, v. 23, n.1, p. 33 - 45.

CORREA, C.; THIEL, M. 2003a. Population structure and operational sex ratio in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). Journal of Crustacean Biology. v. 23, n. 4, p. 849 - 861.

CORREA, C.; THIEL, M. 2003b. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. Revista Chilena de Historia Natural. v. 76, p. 187 - 203.

COSTA, T.; SOARES-GOMES. 2009. Population structure and reproductive biology of *Uca rapax* (Decapoda: Ocypodidae) in a tropical coastal lagoon, southeast Brazil. Zoologia, v. 26, n. 4, p. 647 - 657.

COSTA-SOUZA, A. C.; ROCHA, S. S.; BEZERRA, L. E. A.; ALMEIDA, A. O. 2014. Breeding and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, v. 34, n. 5, p. 593 - 603.

DALABONA, G.; LOYOLA E SILVA, J.; PINHEIRO, A. A. 2005. Size at morphological maturity of *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Brachyura, Ocypodidae) in the Laranjeiras Bay, southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 48, n. 1, p. 139 - 145.

DE GRAVE, S.; FRANSEN, C. H. J. M. 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededeelingen*, v.85, n. 9, p. 195 - 589.

DIEGUES, A. C. 1987. Conservação e desenvolvimento sustentado de ecossistemas litorâneos no Brasil. São Paulo: Secretaria Estadual do Meio Ambiente de São Paulo.

ERDMAN, R. B.; BLAKE, N. J. 1987. Population dynamics of the sponged welling alpheid *Synalpheus longicarpus*, with observations on *S. brooksi* and *S. pectiniger*, in shallow water assemblages of the eastern Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, v.7, p. 328 - 337.

FELDER, D. 1982. Reproduction of the sapping shrimps *Synalpheus fritzmuelleri* and *Synalpheus apiocerus* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) on a sublittoral reef off Texas. *Journal of Crustacean Biology*, v. 2, p. 535 - 543.

FERNÁNDEZ-MUÑOZ, R.; GARCIA-RASO, J. E. 1987. Study of a population of *Alpheus dentipes* Guerin, 1832 from calcareous bottoms in the southern Spain. *Investigaciones Pesqueras*, v.51, p. 343 - 359.

FIELDING, A.; HALEY, S. R. 1976. Sex ratio, size at reproductive maturity, and reproduction of the Hawaiian Kona crab, *Ranina ranina* (Linnaeus) (Brachyura, Gymnopleura, Raninidae). Pacific Science v. 30, n. 2, p. 131 - 145.

FISHER, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Segunda edição, Dover, 219p.

FRICKE, H. W, 1986. Pair swimming and mutual partner guarding in monogamous butter flyfish (Pisces, Chaetodontidae) a joint advertisement for territory. Ethology, v. 73, p. 307 - 333.

GIBSON, R. N. 2003. Go with the flow: tidal migration in marine animals. Hydrobiologia, v. 503, p. 153 - 161.

HARIKRISHNAN. M.; UNNIKRISHNAN, U.; MAJU, M. S.; GREESHMA, A. R. R.; KURUP, B. M. 2010. Size at sexual maturity, egg number and reproductive output of the snapping shrimp *Alpheus euphrosyne euphrosyne* De Man, 1987. Invertebrate Reproductive and Development, v.54, n.4, p.195 - 202.

HARTNOLL, R. G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). Crustaceana. v. 27, n. 2, p. 131 - 136.

HARTNOLL, R. G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. Crustaceana, v. 34, n. 3, p. 281 - 293.

HARTNOLL, R. G. 1982. Growth. - In: The biology of the Crustacea, Vol. 2. Embryology, morphology, and genetics (L.G. Abele, ed.). Academic Press, London, p. 111-196.

HATTORI, G. Y.; PINHEIRO, M. A. A. 2003. Fertilidade do caranguejo de mangue *Ucides cordatus* (Linnaeus) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae), em Iguape (São Paulo). Revista Brasileira de Zoologia, v. 20, n. 2, p. 309 - 313.

HEINO, M.; KAITALA, V. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of evolutionary biology*, v.12, p. 423 - 429.

HUXLEY, J. S. 1950. Relative growth and form transformation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 137, n. 889, p. 465 - 469.

KLEIMAN, D. G. 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, v. 52, p. 39 - 69.

KNOWLTON, N. 1980. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic pair-bonding snapping shrimp. *Evolution*, v. 34, p. 161 - 173.

KOZLOWSKI J.; TERIOKHIN A. T. 1999. Allocation of energy between growth and reproduction: The pontryagen maximum principle solution for the case of age and season-dependent mortality. *Evolutionary Ecology Research*, v. 1, p. 423 - 441.

LANG, C.; JAEGER, R. G. 2000. Defense of territories by male-female pairs in the red-backed salamander (*Plethodon cinereus*). *Copeia*, p. 169-177.

LEVINGTON, J. S. *Marine Biology, function, biodiversity, ecology*. 1995. New York. Oxford University Press. 420p.

LIKA, K. 2003. Life historical implications of allocation to growth versus reproduction in dynamic energy budgets. *Bulletin of Mathematical Biology*, v. 65, p. 809 - 834.

LÓPEZ-GRECO, L.; RODRIGUEZ, E. 1999. Annual reproduction and growth of adult crabs *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Brachyura, Grapsidae). *Cahiers de Biologie Marine*, v. 40, p. 155 - 164.

MANTELATTO, F. L. 1999. Fecundity of *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from the Ubatuba region, Brazil. Proceeding of three fourth international Crustacean Congress.

MATHEWS, L. M. 2002. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Animal Behaviour*, v. 63, p. 767 - 777.

MATHEWS, L. M. 2003. Tests of the mate-guarding hypothesis For social monogamy: Male snapping shrimp prefer to associate with high-value females. *Behavioral Ecology*, v. 14, p. 63-67.

MATHEWS, L. M. 2006. Cryptic biodiversity and phylogeographical patterns in a snapping shrimp species complex. *Molecular Ecology*, v. 15, p. 4049 - 4063.

MATHEWS, L. M.; ANKER, A. 2009. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 50, p. 268 - 291.

MATSUURA, Y. 1986. Contribuição ao estudo da estrutura oceanográfica da região sudeste entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC). *Ciência e Cultura*, v. 38, n. 8, p. 1439 - 1450.

MAYR, E. 1939. The sex ratio in wild birds. *The American Naturalist*, v. 73, n. 745, p. 156 - 177.

MIRANDA, I.; MANTELLATO, F. L. 2009 Estimating features of the anomuran crab *Petrolisthes armatus* (Porcellanidae) in a remaining and impacted mangrove area of the western Atlantic. *Journal of Natural History*, v.43, n. 33-34, p. 2027 - 2039.

MIRANDA, L. B.; MESQUITA, A. R.; FRANÇA, C. A. S. 1995. Estudo da circulação e dos processos de mistura no extremo sul do mar de Cananéia: condições de dezembro de 1991. Boletim do Instituto Oceanográfico, v. 43, n. 2, p. 153 - 164.

MISHIMA, M.; YAMANAKA, N.; PEREIRA, O. M.; SOARES, F. C.; SINQUE, C.; AKABOSHI, S.; JACOBSEN, O. 1985. Hidrografia do complexo estuarino-lagunar de Cananéia (25° S, 48° W), São Paulo, Brasil. Boletim do Instituto de Pesca, v. 12, n. 3, p. 109 - 121.

MOREAU, J.; RIGAUD, T. 2000. Operational sex ratio in terrestrial isopods: interaction between potential rate of reproduction and Wolbachia-induced sex ratio distortion. Oikos v. 91, p. 477 - 484.

MOSSOLIN, E. C.; SHIMIZU, R. M.; BUENO, S. L. S. 2006. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, Southeastern Brazil. Journal of Crustacean Biology. v. 26, n. 1, p. 48 - 54.

MOSSOLIN, E. C.; SHIMIZU, R. M.; BUENO, S. L. S. 2006. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, Southeastern Brazil. Journal of Crustacean Biology, v. 26, n. 1, p. 48 - 54.

NOLAN, B. A.; SALMON, M. 1970. The Behavior and Ecology of Snapping Shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochaelis* and *Alpheus normanni*). Forma et functio, v.2, p. 289 - 335.

PAVANELLI, C. A. M.; MOSSOLIN, E. C.; MANTELATTO, F. L. 2008. Reproductive strategy of the snapping shrimp *Alpheus armillatus* H. Milne-Edwards, 1837 in the South Atlantic: fecundity, egg features, and reproductive output. Invertebrate Reproduction and Development, v. 52, n. 3, p. 123 - 130.

PAVANELLI, C. A. M.; MOSSOLIN, E. C.; MANTELATTO, F. L. 2010. Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects

on offspring performance in the snapping shrimp *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Alpheidae). *Animal Biology*, v. 60, p. 237 - 247.

PINHEIRO, M. A. A.; FRANSOZO, A. 2002. Reproduction of the speckled swimming crab *Arenaeus cribarius* (Brachyura: Portunidae) on the Brazilian coast near 23° 30' S. *Journal of Crustacean Biology and Ecology*, v. 22, n. 2, p. 416 - 428.

RAHMAN, N.; DUNHAM, D. W.; GOVIND, C. 2003. Social Monogamy in the Big Clawed Snapping Shrimp *Alpheus heterochaelis*. *Ethology*, v.109, p. 457 - 473.

RAMIREZ-LLODRA, E. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology*, v. 43, p. 88 - 170.

RICKLEFS, R. E. 2010. A economia da Natureza. Editora Guanabara Koogan. 6° Ed. 570 p.

ROBLES, C.; SWEETNAM, D. A.; DITTMAN, D. 1989. Diel variation of intertidal foraging by *Cancer productus* L. in British Columbia. *Journal of Natural History*, v. 23, p. 1041 - 1049.

RODRIGUES, F. M. A.; LOMÔNAC, O. C.; CHRISTOFFERSEN, M. L. 2009. Habitat partition, and variations in size and symmetry of three sympatric species of *Alpheus* (Decapoda: Caridea) along an intertidal gradient in the southwestern Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, v. 29, p. 334 - 342.

SAMPEDRO, M. P.; GONZÁLES-GURRIARÁN, E.; FREIRE, J.; MUIÑO, R. 1999. Morphometry and sexual maturity in the spider crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. *Journal of Crustacean Biology*, v. 19, n. 3, p. 578-592.

SASTRY, A. N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: *The Biology of Crustacea. Environmental Adaptations*, v.8, p. 179 - 270.

SCHAFFER, W. M. 1983. The application of optimal control theory to the general life history problem. *The American Naturalist*, v. 121, n.3, p. 418 - 431.

SOLEDADE, G. O.; ALMEIDA, A. O. 2013. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. *Nauplius*, v. 21, n. 1, p. 89 - 122.

SOUZA, A. C. C. Biologia populacional do camarão-de-estalo *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) na Baía do Pontal, Ilhéus, Bahia. Dissertação (Mestrado em Zoologia aplicada)- Universidade de Santa Cruz, Ilhéus, BA, 2013.

SPIVAK, E. D.; SILVA, P. V; LUPPI, T. A. 2012. Habitat related variation in reproductive traits among intertidal crabs from the southwestern atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, v. 31, n. 1, p. 57 - 66.

STILLMAN, J. H.; SOMERO, G. N. 1996. Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (Genus *Petrolisthes*): correlation of Physiology, Biochemistry and Morphology with vertical distribution. *The Journal of Experimental Biology*, v. 199, p. 1845 - 1855.

TAYLOR, B. E.; GABRIEL, W. 1992. To grow or not to grow: optimal resource allocation for *Daphnia*. *The American Naturalist*, v. 139, p. 248 - 266.

TESSLER, M. G.; SOUZA, L. A. P. 1998. Dinâmica sedimentar e feições sedimentares identificadas na superfície de fundo do sistema Cananéia-Iguape, SP. *Revista Brasileira de oceanografia*, v. 46, n. 1, p. 69 - 83.

TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In Campbell B, p. 139 - 179.

UNESCO. 2005. World Network of Biosphere Reserves- SC/EES- June 2005. The MAB Program. 19p.

VALIELA, I.; FOX, S. E. 2008. Managing Coastal Wetlands. *Science*, v. 319.

VANINNI, M.; GHERARDI, F. 1988. Studies on the pebble crab, *Eriphia smithi* Mac Leay 1838 (Xanthoidea, Menippidae): patterns of relative growth and population structure. *Tropical Zoology*, v. 1, p. 203 - 216.

VERGAMINI, F. G; MANTELATTO, F. L. 2008. Microdistribution of juveniles and adults of the mud crab *Panopeus americanus* (Brachyura, Panopeidae) in a remnant mangrove area in the southwest Atlantic. *Journal of Natural History*, v. 42, p. 1581 - 1589.

VERSLUIS, M.; SCHMITZ, B.; HEYDT, A. V. D.; LOHSE, D. 2000. How snapping shrimp snap: Through cavitating bubbles. *Science*, v. 289, n. 5487, p. 2114 - 2117.

WEHRTMANN, I. S.; LARDIES, M. 1999. Egg production of *Austropandalus grayi* (Decapoda, Caridea, Pandalidae) from the Magellan region, South America. *Scientia Marina*, v. 63, p. 325 - 331.

WEHRTMANN, I. S.; MIRANDA, I.; LIZANA-MORENO, C. A.; HERNÁEZ, P.; ECHANDI, V. B.; MANTELATTO, F. L. 1983. Reproductive plasticity in *Petrolisthes armatus* (Anomura, Porcellanidae): a comparison between a Pacific and Atlantic. *Environmental Adaptations*, v.8, p. 179 - 270.

WENNER, A. M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. *The American Naturalist*, v. 106, n. 949, p. 321 - 350.

WILSON, M. F.; PIANKA, E. R. 1963. Sexual selection, sex ratio and mating system. *American Naturalist*, v. 97, p. 405 - 407.

ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice- Hall. 907p.