

NATÁLIA BOSCO TALAMONTE

“Biologia reprodutiva do camarão *Procladius hemphilli*

Manning & Chace, 1971 (Caridea: Proclaudiidae) na

Enseada de Ubatuba, SP, Brasil”

NATÁLIA BOSCO TALAMONTE

“Biologia reprodutiva do camarão *Procesa hemphilli* Manning & Chace, 1971 (Caridea: Processidae) na Enseada de Ubatuba, SP, Brasil”

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências e Letras, Assis, para a obtenção do título de Mestra em Biociências (Área do conhecimento: Caracterização e Aplicação da Diversidade Biológica).

Orientador(a): Rogério Caetano da Costa

Coorientador(a): Régis Augusto Pescinelli

Bolsista: FAPESP (2018/24949-3)

T137b

Talamonte, Natália Bosco

Biologia reprodutiva do camarão *Procladius hemphilli* Manning & Chace, 1971 (Caridea: Procladiusidae) na enseada de Ubatuba, SP, Brasil / Natália Bosco Talamonte. -- Bauru, 2020

63 p. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências, Bauru

Orientador: Rogério Caetano da Costa

Coorientador: Régis Augusto Pescinelli

1. Biologia reprodutiva. 2. Carídeos. 3. Crescimento. 4. Fecundidade. 5. Investimento reprodutivo. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências, Bauru. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE NATÁLIA BOSCO TALAMONTE, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCÊNCIAS, DA FACULDADE DE CIÊNCIAS - CÂMPUS DE BAURU.

Aos 11 dias do mês de março do ano de 2020, às 14:00 horas, no(a) Departamento de Ciências Biológicas/FC - Bauru, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Prof. Dr. ROGERIO CAETANO DA COSTA - Orientador(a) do(a) Departamento de Ciências Biológicas / Faculdade de Ciências de Bauru - UNESP, Profa. Dra. DAPHINE RAMIRO HERRERA do(a) Depto. de Ciências Biológicas / Faculdade de Ciências - UNESP, Prof. Dr. THIAGO MAIA DAVANSO do(a) Departamento de Zoologia - Instituto de Biociências - Câmpus de Botucatu / Universidade Estadual Paulista, sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de NATÁLIA BOSCO TALAMONTE, intitulada **Biologia reprodutiva do camarão *Procesa hemphilli* Manning & Chace, 1971 na Enseada de Ubatuba, SP, Brasil.** Após a exposição, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final: APROVADO. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Prof. Dr. ROGERIO CAETANO DA COSTA

Profa. Dra. DAPHINE RAMIRO HERRERA

Prof. Dr. THIAGO MAIA DAVANSO



“Três paixões, simples, mas irresistivelmente fortes governam minha vida: o desejo imenso de amar, a procura do conhecimento e a insuportável compaixão pelo sofrimento da humanidade.”

Bertrand Russel

Dedico esse trabalho a todas as mulheres que, independente das adversidades da vida, se devotam a realização de seus sonhos com garra e força. A todas que, mesmo em condições infortunadas, não medem esforços para fazer a diferença.

Dedico também aos meus pais, por todo esforço, carinho e amor para a realização dos meus sonhos.

“Devemos acreditar que temos vocação para alguma coisa, e que essa coisa deve, a qualquer custo, ser alcançada.”

Marie Curie

Agradecimentos

À Deus, por tudo.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Rogério Caetano da Costa, primeiramente pela oportunidade de realizar o meu sonho de trabalhar com biologia marinha, por me apresentar o incrível mundo dos crustáceos, por todos os ensinamentos e por toda a confiança depositada em mim para a realização desse projeto. Muito obrigada!

Ao meu coorientador, Dr. Régis Augusto Pescinelli por toda paciência, dedicação e ajuda. Por, além de me socorrer nos momentos mais difíceis durante a realização do projeto, demonstrar sensibilidade e dar todo o apoio quando mais precisei. Sou muito grata por me ensinar muito além da estatística. Você é incrível! Obrigada!

Ao auxílio financeiro concedido por meio da bolsa de mestrado no âmbito do Convênio FAPESP/CAPES processo nº 2018/24949-3, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). Também ao Temático BIOTA - INTERCRUSTA processo nº 2018/13685-5.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES – Código de Financiamento Code 001 (Ciências do Mar II #2005/2014 – 23038.004308/2014-14, 23038.004310/2014-85; #1989/2014 – 23038.004309/2014-51 e 23038.004310/2014-85) sobre a coordenação geral do Dr. Fernando Mantelatto (USP, Ribeirão Preto) por recursos utilizados em coletas desse projeto e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq pelo recurso da bolsa produtividade PQ 305919/2014-8 e 306672/2018-9 sob a responsabilidade do Dr. Rogério C. Costa.

Ao Ministério do Meio Ambiente e ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) por conceder a licença para coleta de material na área de estudo.

Ao programa de pós-graduação em Biociências inter unidades UNESP Assis/Bauru.

Ao Departamento de Ciências Biológicas da UNESP de Bauru, ao qual o LABCAM está vinculado.

Agradeço também ao Dr. Abner Carvalho-Batista pela orientação durante a minha Iniciação Científica, por toda a paciência e ensinamentos no início da minha caminhada.

Ao Djalma Rosa (famoso Passarinho) por toda a ajuda, ensinamentos, carinho, amizade e risadas proporcionadas durante as coletas. É uma honra embarcar no Primavera!

Ao Prof. Dr. Alexandre O. Almeida (UFPE - PE) pelo auxílio na identificação dos espécimes e por estar sempre disposto a responder minhas dúvidas.

Ao pessoal do NEBECC de Botucatu por toda acolhida, ajuda e companhia nas coletas.

À Nádia M. Sanches pela ilustração incrível do camarão *Procesa hemphilli* utilizada nas divisórias.

Aos antigos e novos amigos Labcanianos: Chuck, Sarah e Woody pelo auxílio sempre que necessário; Daphine e João pelas considerações e sugestões, auxiliando no refinamento da minha dissertação; Caio, Ju e Rafinha, pelas ideias e ajuda durante todo o processo de construção desse trabalho; Dedéa e Lizandra, por toda ajuda, força e apoio em todos os momentos; Ana, Bianca, De Lucca e Goes pela ajuda na obtenção dos dados e a todos, principalmente, por todos os momentos de descontração, almoços, cafezinhos, pelo carinho e amizade construída. Vocês são incríveis!

Aos meus amigos Gabs, Mari, Milena, Dani, Jojota, Maysa, Bianca e Nathi Cozza por todo o apoio durante esses dois anos, por todo o carinho e por nunca me negarem uma mão quando eu precisei. Sou eternamente grata!

Ao querido Gabriel Godoy por toda a paciência, apoio e por todas as ligações com palavras de carinho nos momentos que nada parecia dar certo. Muito obrigada!

Às minhas amigas-irmãs Camis e Lara (vai Cabo C!), por acompanharem cada passo desse trabalho, sempre me apoiando, amparando, socorrendo e vibrando comigo a cada conquista. Obrigada! Vocês são incríveis!

À vó Marisa e minha irmã Thaís por sempre me acolherem de braços abertos nos momentos bons e ruins. Obrigada! Amo vocês!

Por fim, aos meus pais Andréia e Márcio, por nunca medirem esforços para que eu pudesse realizar meus sonhos, por sempre se dedicarem e me apoiarem em tudo, mesmo que parecesse loucura. Sem vocês, nada disso seria possível. Muito obrigada! Eu amo vocês!

Muito obrigada a todos!!!

TALAMONTE, Natália Bosco. **Biologia reprodutiva do camarão *Procladius hemphilli* Manning & Chace, 1971 na Enseada de Ubatuba, SP, Brasil**. 2020. 63 f. Dissertação (Mestrado acadêmico em Biociências). – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências, Bauru, 2020.

RESUMO

O crescimento relativo, a maturidade sexual morfológica e funcional, a fecundidade, o investimento reprodutivo e a razão sexual de *Procladius hemphilli* foram investigados. Testou-se também, a relação de tais aspectos reprodutivos com fatores abióticos como temperatura e salinidade da água de fundo, teor de matéria orgânica e *phi*. Os camarões foram coletados sazonalmente, do outono de 2016 até o outono de 2019 na Enseada de Ubatuba, litoral norte paulista, por meio de arrastos com uma rede “mini otter-trawl”. Para analisar os fatores abióticos, a água de fundo foi coletada através de uma garrafa de Van Dorn e o sedimento, com um pegador de Van Veen. Os indivíduos foram identificados quanto ao sexo e para as análises do crescimento relativo as seguintes estruturas foram mensuradas (mm): comprimento da carapaça (CC), comprimento do própodo (Pp), carpo (Cp) e mero (Mp) do primeiro (1) e do segundo (2) par de pereópodos, largura da segunda pleura abdominal (2Pl), comprimento do apêndice interno (AI) nos machos e fêmeas, e quanto ao comprimento do apêndice masculino (AM) nos machos. As relações que melhor evidenciaram mudanças na taxa de crescimento entre jovens e adultos, apontando a maturidade sexual morfológica foram: CC x Cp₂ nos machos CC x 2Pl nas fêmeas, com maturidade sexual estimada em 3,2 e 3,6 mm CC para machos e fêmeas respectivamente. A maturidade sexual funcional encontrada foi de 3,3 mm CC. A fecundidade média estimada foi de $256,22 \pm 134,62$ com correlação positiva entre o número de ovos e o comprimento da carapaça, apontando um aumento proporcional entre o número de ovos com o tamanho das fêmeas. Em média, o investimento reprodutivo foi de $52,43\% \pm 20,20\%$ e não houve diferença significativa no IR entre as estações. Não houve diferença significativa na razão sexual (M:F), porém, houve predominância significativa de machos nas menores classes de tamanho. Tal fato, provavelmente está relacionado ao sistema de acasalamento “pura busca”, no qual os menores machos são beneficiados por serem mais ágeis na busca por fêmeas receptivas e também à hipótese de r-estrategismo, na qual fêmeas maiores seriam beneficiadas por conseguirem incubar um maior número de ovos. Não houve correlação entre os fatores ambientais e a abundância dos indivíduos, tanto machos quanto fêmeas ovígeras e não ovígeras, nem com fecundidade. Todas as informações aqui contidas são de grande importância pois fornecem as primeiras informações biológicas sobre a história de vida de *P. hemphilli*.

Palavras-chave: Crescimento relativo; maturidade sexual; reprodução; fecundidade.

TALAMONTE, Natália Bosco. **Reproductive biology of shrimp *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971 in Ubatuba Bay, SP, Brazil.** 2020. 63 p. Dissertation (Masters in Biosciences). São Paulo State University (UNESP), School of Sciences, Bauru, 2020.

ABSTRACT

The relative growth, morphological and functional sexual maturity, fertility, reproductive investment and sex ratio of *Processa hemphilli* were investigated. It was also tested, a relation of reproductive aspects with abiotic factors like temperature and salinity of the bottom water, content of organic matter and phi. Shrimps were collected seasonally, from autumn 2016 to autumn 2019 in the Ubatuba Bay, north of São Paulo, in trawls with a “mini otter-trawl” net. To analyze abiotic factors, the bottom water was collected using a Van-Dorn bottle and sediment, with a Van-Veen tracker. The individuals were identified according to sex and for the analysis of relative growth, the following structures were measured (mm): carapace length (CL), length of the propodus (PI), carpus (CI) and mere (MI) of the first (1) and the second (2) pair of pereopods, width of the second abdominal pleura (2PI), length of the internal appendage (IA) in males and females, and as for the length of the male appendix (MA) in males. The relationships that best evidenced changes in the growth rate between young population and adults, pointing to the morphological sexual maturity were: CC x Cp2 in males CC x 2PI in females, with sexual maturity estimated at 3.2 and 3.6 mm CC for males and females respectively. The functional sexual maturity found was 3.3 mm CL. The estimated average fertility was 256.22 ± 134.62 with a positive correlation between the number of eggs and the length of the carapace, indicating a proportional increase between the number of eggs and the size of the females. On average, reproductive investment was $52.43\% \pm 20.20\%$ and there was no significant difference in IR between seasons. There was no significant difference in sex ratio (M: F), however, there was a significant predominance of males in the smallest size classes. This fact is probably related to the “pure search” mating system, in which the smallest males benefit from being more agile in the search for receptive females and also to the r-strategism hypothesis, in which larger females would benefit from being able to incubate a greater number of eggs. There was no correlation between environmental factors and the abundance of individuals, both male and female, ovigerous and non-ovigerous, nor with fertility. All the information contained here is of great importance as it provides the first biological information on the life history of *P. hemphilli*.

Keywords: Relative growth; sexual maturity; reproduction; fecundity.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
1.1.Caracterização do grupo de estudo.....	11
1.2.Caracterização da espécie estudada.....	12
1.3.Crescimento relativo e maturidade sexual morfológica e funcional.....	13
1.4.Fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo	14
1.5. Razão sexual.....	18
2. OBJETIVOS	20
3. MATERIAL E MÉTODOS	21
3.1.Caracterização da área de estudo	21
3.2. Amostragem do material biológico	22
3.3. Amostragem dos fatores abióticos.....	23
3.4. Análise dos dados.....	24
3.4.1. Crescimento relativo	24
3.4.2.Fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo	26
3.4.3.Fatores abióticos.....	28
3.4.4. Razão sexual.....	29
4. RESULTADOS	30
4.1. Crescimento relativo e maturidade sexual morfológica e funcional.....	30
4.2. Fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo	36
4.3. Fatores ambientais.....	39
4.4. Razão Sexual	41
5. DISCUSSÃO.....	44
5.1. Crescimento relativo e maturidade sexual e funcional	44
5.2. Fecundidade, volume dos ovos, investimento reprodutivo e fatores abióticos.	47
5.3. Razão Sexual	51
6. REFERÊNCIAS.....	53

1. INTRODUÇÃO

1.1. Caracterização do grupo de estudo

A infraordem Caridea Dana, 1852 atualmente, compreende o maior número de espécies entre os grupos de camarões, com aproximadamente 3500 espécies divididas em 389 gêneros, o que a torna também a segunda infraordem mais representativa entre os Decapoda Latreille, 1802 da subordem Pleocyemata Burkenroad, 1963, atrás somente dos representantes Brachyura Latreille, 1802 (De Grave *et al.*, 2009; De Grave & Fransen, 2011; Terossi *et al.*, 2018). Entre as famílias de camarões pertencentes aos Caridea, encontra-se a família Processidae que consiste em cinco gêneros: *Ambidexter* Manning & Chace, 1971, *Clytomanningus* Chace, 1997, *Hayashidonus* Chace, 1997, *Nikoides* Paulson, 1975 e *Processa* Leach, 1815, resultando em aproximadamente 70 espécies nessa família (De Grave & Fransen, 2011).

O gênero *Processa* contém o maior número de espécies na família, sendo 12 delas registradas no Oceano Atlântico em estudos realizados por Lebour (1941), Manning & Chace (1971), Manning (1991, 1992) e Hernández-Aguilera (2000). Esses camarões são abundantes em águas rasas e são considerados epibentônicos, ou seja, vivem sobre o substrato, podendo ser capturados em arrastos baixos (próximos ao sedimento) ou aglomerados de sedimento (Hendricx, 2012). Algumas espécies também são amplamente encontradas em meio a algas e prados de ervas marinhas, indicando possível papel na transferência direta ou indireta da produção primária para níveis tróficos mais altos (Bauer, 1985; 2004).

Representantes do gênero possuem hábito de escavação, emergindo para atividade noturna, provavelmente, para evitar a predação consequente da alimentação de peixes que consomem as ervas marinhas que estes camarões habitam e, portanto, são

pouco frequentes em amostragens diurnas (Bauer, 1985; 2004). Por seu tamanho diminuto e seus hábitos já conhecidos, há uma maior dificuldade na coleta, logo, apesar de serem bastante comuns em águas tropicais e subtropicais (Manning & Chace, 1971; Wicksten, 1983), é praticamente inexistente a literatura sobre os diferentes aspectos de sua biologia.

1.2. Caracterização da espécie estudada

Processa hemphilli Manning & Chace, 1971 (Figura 1) distribui-se desde a Carolina do Norte, nos Estados Unidos até Buenos Aires, na Argentina. Apresentam tamanho relativamente pequeno – até 14 mm de comprimento total do corpo – e caracterizam-se por possuírem apenas um lado (geralmente o direito) do primeiro par de pereópodos quelado, sendo o oposto terminado em um dácilo simples; pleura do quinto segmento abdominal arredondada postero-lateralmente; presença de espinho antenal e simetria no segundo par de pereópodos (Almeida & Bezerra, 2011). A espécie é encontrada em profundidades de 1,80 a 154 m e suporta variações de temperatura de 10,6 a 32,0°C e salinidade entre 29,9 e 38,0 (Christofferssen, 1979).

P. hemphilli apresenta uma grande massa de ovos em relação ao seu tamanho corporal e um período relativamente curto de reprodução. Essas características levaram-nos a levantar a hipótese de que *P. hemphilli* seja uma espécie do tipo r-estrategista, ou seja, espécies com um curto ciclo de vida, que habitam ambientes instáveis e, portanto, adotam estratégias eficazes para conservar a população, apresentando um curto período reprodutivo, porém, com alto esforço reprodutivo (MacArthur & Wilson, 1967).

1.3. Crescimento relativo e maturidade sexual morfológica e funcional

A caracterização da estrutura das populações é de extrema importância, já que esta gera informações essenciais para o conhecimento de sua evolução e história de vida (Stearns, 2000). Sendo assim, um dos principais focos da biologia reprodutiva dos crustáceos é o entendimento do tipo de crescimento, pois neste grupo, há diferenciações ontogênicas no desenvolvimento das estruturas corporais (Hartnoll, 1974).

Ao longo da vida e a cada ecdise, as estruturas corporais dos crustáceos crescem em proporções diferentes umas das outras, ao que se denomina crescimento relativo. Além disso, há diferenças no tamanho de estruturas não somente entre os sexos, mas também em organismos imaturos e maduros de cada sexo. Através do estudo do crescimento relativo é possível obter informações sobre o tipo de crescimento e o tamanho em que o animal atinge a maturidade sexual morfológica (Hartnoll, 1978).

A análise do crescimento relativo é realizada através da comparação entre duas dimensões corporais ao longo do desenvolvimento do animal, sendo uma delas a variável independente (x) que representa o tamanho do indivíduo como um todo – no caso dos camarões, utiliza-se o comprimento da carapaça, por ser um tegumento rígido e fácil de se obter medidas – e a outra, a variável dependente (y), representando partes do corpo do indivíduo, como, por exemplo, o comprimento dos quelípodos (Huxley, 1950), a fim de verificar mudanças no padrão de crescimento dessas estruturas corpóreas em função da variável independente, visando estimar em qual tamanho (CC mm) o animal encontra-se morfológicamente apto para a reprodução.

Essas mudanças no padrão de crescimento de certas estruturas são resultado do processo evolutivo do grupo, já que suas adaptações são benéficas para a reprodução e,

consequentemente, para a manutenção das espécies (Hartnoll, 1974). Além disso, a estratégia adotada para destinação de energia para diferentes processos fisiológicos é um fator importante a ser considerado, já que o crescimento e a reprodução dependem diretamente da alocação energética (Schaffer, 1983; Lika, 2003).

O crescimento somático e a reprodução são processos opostos que determinam um conflito de direcionamento energético nos indivíduos durante o desenvolvimento (Schaffer, 1983). A alocação de energia, quando referente aos processos reprodutivos em machos e fêmeas, é denominada “sex allocation” (Charnov, 1982). Nos crustáceos a reprodução requer elevada demanda energética o que pode acarretar em uma diminuição do crescimento somático ou favorecimento do desenvolvimento de caracteres sexuais secundários que podem ser identificados pelo tipo de alometria (Marochi *et al.*, 2019).

A fim de estimar a maturidade sexual dos camarões carídeos, as medidas mais usuais são a do comprimento dos quelípodos para os machos e da segunda pleura abdominal para fêmeas, estruturas envolvidas na reprodução (Barros-Alves *et al.*, 2012; Pescinelli *et al.*, 2016, 2017). Sendo assim, espera-se que para *Processa hemphilli*, a relação entre essas medidas e a medida do comprimento da carapaça seja eficaz para estimar o tamanho no qual o animal atinge sua maturidade sexual.

1.4. Fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo

O ciclo reprodutivo inclui processos fisiológicos e comportamentais que podem definir a capacidade de um indivíduo de proliferar a espécie, deixando descendentes viáveis e férteis (Gonzales-Gurriarán *et al.*, 1996). Informações sobre esses processos, em especial a fecundidade, auxiliam na compreensão das estratégias adaptativas e do potencial reprodutivo da espécie (Castiglioni & Negreiros-Fransozo, 2006). Portanto, é

de extrema importância que haja um entendimento dos fenômenos reprodutivos, para maior elucidação de aspectos sistemáticos, ecológicos e evolutivos da espécie estudada (Pinheiro & Fransozo, 1995).

A fecundidade consiste no número de ovos produzidos por uma fêmea e é um parâmetro importante através do qual se pode estimar o potencial reprodutivo de uma população (Hattori & Pinheiro, 2003). As fêmeas de carídeos carregam seus ovos nos pleópodos durante o desenvolvimento, o que gera a possibilidade de realizar estimativas da fecundidade, e observar as características do ovo para um estudo embrionário mais aprofundado (Hernández & Palma, 2003). Por incubarem os ovos, o tamanho das fêmeas pode limitar a quantidade de ovos, influenciando a fecundidade (Corey & Reid, 1991).

Diferentemente da quantidade dos ovos, que é diretamente influenciada pelo tamanho da fêmea (Corey & Reid, 1991), o volume do ovo está relacionado ao conteúdo de energia envolvido no desenvolvimento do embrião (Levitan, 1996). Devido à grande importância da produção de ovos para a continuação da espécie, é necessário avaliar a energia gasta nesse processo, através de um estudo de investimento reprodutivo (IR) (Hernández & Palma, 2003), caracterizado pela variável “reproductive output” (RO), estimada pela relação entre a biomassa dos ovos e a biomassa da fêmea em questão, equação apontada em Clarke *et al.* (1991).

Nos crustáceos, é comum ocorrer um aumento no volume dos ovos durante os estágios de desenvolvimento dos embriões (Lardies & Wehrtmann, 1997; Terossi *et al.*, 2010; Antunes *et al.*, 2014; Azofeifa-Solano *et al.*, 2014), pois estes costumam absorver água e conseqüentemente aumentar em tamanho por conta dessa absorção (Pandian, 1970). Sendo assim, é importante realizar o estudo do número e do volume dos ovos e sua correlação com o tamanho da fêmea durante sua ontogenia, afim de avaliar as diferenças na correlação e se há perda de ovos entre os estágios de desenvolvimento.

As ações antrópicas têm impulsionado mudanças climáticas, alterando padrões globais de temperatura e precipitação (Meehl *et al.*, 2007; Jeppesen *et al.*, 2015). Dessa forma, os ecossistemas marinhos apresentam características estruturais e dinâmicas que podem ser facilmente alteradas por influências antropogênicas (Burone *et al.*, 2003). Os padrões observados na história de vida dos crustáceos são influenciados pelas condições ambientais e, portanto, as mudanças climáticas globais ou locais podem afetar seu desempenho reprodutivo (Costa & Negreiros-Fransozo, 1998).

A reprodução da maioria dos decápodes é moderada por variações latitudinais, disponibilidade de alimentos, sazonalidade do fotoperíodo e temperatura (Bertini *et al.*, 2010). Diversos estudos com outras espécies de carídeos apontam efeitos dos fatores ambientais nos parâmetros reprodutivos (Meireles *et al.*, 2013), porém, não há estudos investigando a influência desses fatores na reprodução de *Processa hemphilli*.

Além da temperatura, outros fatores proximais como a salinidade e pressões seletivas como a disponibilidade de nutrientes também são de grande influência no ciclo reprodutivo e no crescimento desses animais (Bauer, 1992). O alimento consumido pelos crustáceos tem grande importância na produção de ovos, pois após ser metabolizado armazenado no hepatopâncreas, é destinado às gônadas afim de gerar energia no momento da reprodução (Kyomo, 1988).

Logo, assim como o crescimento corporal, a reprodução também está relacionada a um direcionamento energético que depende, entre outros fatores, de disponibilidade de alimentos e de fatores ambientais como a temperatura (Lika, 2003; Sastry, 1983). Sendo assim, quando em condições favoráveis, essa energia pode ser direcionada para o crescimento somático para a reprodução, conforme a necessidade no período do ciclo de vida que o animal se encontra, porém, quando em condições não favoráveis ambos são comprometidos (Kozlowski & Teriokhin, 1999).

Um tamanho mínimo de ovo pode ser necessário para suprir a necessidade das larvas até o momento da eclosão (Clarke, 1993), portanto, uma maior disponibilidade de alimentos pode proporcionar um direcionamento energético maior para as gônadas, proporcionando o crescimento e desenvolvimento dos oócitos e posteriormente dos embriões (Pavanelli, 2010).

No litoral norte de São Paulo, ao final da primavera e no verão, ocorre um aumento da disponibilidade de alimentos, o que, provavelmente, está relacionado às chuvas fortes que trazem matéria orgânica do continente e a influência da massa de Água Central do Atlântico Sul (ACAS) rica em nutrientes, nesse período (Castro-Filho *et al.*, 1987; Carvalho-Batista *et al.*, 2019). Além disso, no local de coleta do presente estudo existe a desembocadura de rios, o que, provavelmente, influencia em sua salinidade e no teor de matéria orgânica, já que a mesma é trazida do continente para a baía (Mantelatto & Fransozo, 1999).

Por serem altamente influenciados pelos fatores bióticos e abióticos, intra e interespecíficos, os aspectos reprodutivos podem variar conforme as estações do ano, sendo assim, existem dois tipos de estratégias reprodutivas adotadas. São elas: reprodução sazonal, quando há presença de fêmeas ovígeras apenas em alguns meses ou restritas à alguma estação e reprodução contínua, quando pode-se encontrar fêmeas ovígeras ao longo de todo o ano (Pinheiro e Fransozo, 2002).

Logo, a obtenção de informações sobre os fatores abióticos e matéria orgânica durante as estações do ano são de grande importância para o estudo da história de vida de *P. hemphilli*. Dessa forma, espera-se que haja uma diferença na abundância de indivíduos e na produção dos ovos, tanto em quantidade quanto em tamanho ao longo das estações do ano.

1.5. Razão sexual

Outro aspecto que pode influenciar a estruturação da população é a razão sexual, ou seja, a proporção de machos e fêmeas, cujo controle é, geralmente, genético (Mayr, 1939). No entanto, esta proporção também pode ser afetada por diversos fatores abióticos e comportamentais, além da longevidade e taxa de crescimento (Wenner, 1972) – que podem ser diferentes entre os sexos – alterando-se da proporção natural de 1:1 proposta por Fisher (1930).

Para explicar os padrões relacionados à razão sexual, Wenner, 1972 sugeriu quatro tipos: o standart, no qual machos e fêmeas apresentam proporções de tamanho iguais; o reverso, no qual um dos sexos apresenta proporções menores e o outro, maiores; o intermediário, que está entre o standart e o reverso, pois, um dos sexos predomina nas menores classes de tamanho e o outro, nas maiores, porém, havendo uma sobreposição nas classes intermediárias, o que pode significar um transição entre os sexos (geralmente hermafroditismo protândrico) e o anômalo, no qual ambos os sexos apresentam proporções de tamanhos similares nos menores tamanhos, nas classes de tamanho intermediárias ocorre a predominância de um dos sexos e nas maiores, do outro.

Processa hemphilli faz parte de uma gama de espécies de camarões com grande importância na cadeia alimentar, pois são um elo entre a produção primária e os demais níveis tróficos (Bauer, 1985; 2004), sendo imprescindíveis para o equilíbrio do ecossistema marinho. Portanto, tendo em vista a falta de estudos relacionados à sua biologia – provavelmente relacionada ao fato de a espécie não apresentar interesse comercial devido ao seu pequeno tamanho e dificuldade na coleta – este estudo será fundamental para o entendimento dos aspectos reprodutivos e comportamentais da

espécie, servindo como referência para o conhecimento de grande parte do ciclo de vida desses animais



Figura 1: Vista lateral de um indivíduo de um macho de *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. Arquivo pessoal.

2. OBJETIVOS

O principal objetivo deste estudo foi investigar certos aspectos reprodutivos do camarão *Procambarus hemphilli* na enseada de Ubatuba, litoral norte paulista, Brasil. Para tal, foram averiguados os seguintes objetivos específicos:

- Crescimento relativo, maturidade sexual morfológica e maturidade sexual funcional;
- fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo de acordo com as estações do ano, visando demarcar a época de maior intensidade reprodutiva e a possível correlação com os fatores abióticos;
- relação das classes demográficas com os fatores abióticos;
- razão sexual ao longo das estações.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Caracterização da área de estudo

As coletas foram realizadas na enseada de Ubatuba ($23^{\circ}25'$ – $23^{\circ}27'S$; $45^{\circ}00'$ – $45^{\circ}03'18''W$), município de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo (Figura 1). O município está situado em um trecho da Serra do Mar, cujas encostas acompanham todo o litoral do estado, o que possibilita a existência de diversas praias com diferentes características geomorfológicas (Ab'Sáber, 2001). A área total da enseada é de aproximadamente 8 km, dos quais 4,5 km formam a entrada e a largura diminui em direção à praia (figura 2) (Mantelatto & Fransozo, 1999).

Esta enseada, provavelmente, recebe matéria orgânica e têm a salinidade da água diminuída pela desembocadura de quatro rios no local - Rio Indaía, Rio Grande, Rio Lagoa e Rio Acarajú (Mantelatto & Fransozo, 1999), e ao longo do ano pode haver influência de três massas de água: Água Costeira (AC) com alta temperatura e baixa salinidade ($T > 20\text{ }^{\circ}\text{C}$ e $S < 36$); Água Tropical (AT), que apresenta altas temperatura e salinidade ($T > 20\text{ }^{\circ}\text{C}$ e $S > 36$) e Água Central do Atlântico Sul (ACAS), tanto a temperatura como a salinidade são baixas ($T < 18\text{ }^{\circ}\text{C}$ e $S < 36$) (De Leo & Pires-Vanin, 2006).

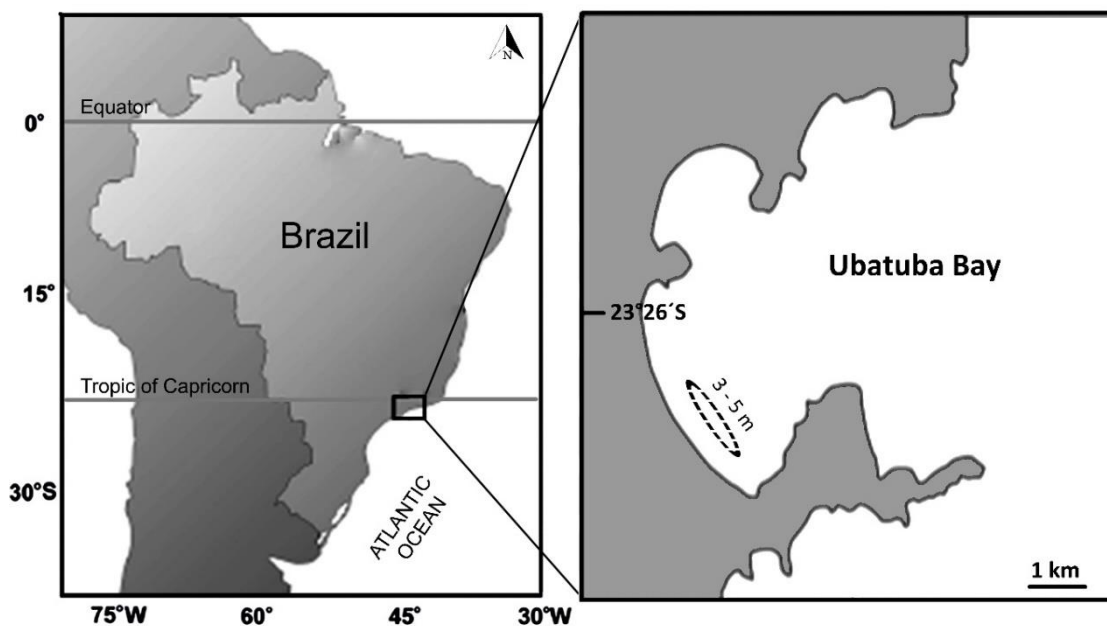


Figura 2: Mapa da enseada de Ubatuba, SP, Brasil, com indicativo do local de coleta em profundidades de 3 a 5 m.

3.2. Amostragem do material biológico

As amostras foram obtidas sazonalmente entre outono de 2016 até o outono de 2019 na enseada de Ubatuba, ao anoitecer, com o auxílio de um barco camaroeiro, equipado com uma rede do tipo mini “otter-trawl” (malha de 5 mm e 0,5 mm no copo final), de 3 a 5 m de profundidade. Para cada amostra, 6 arrastos de 5 minutos foram executados. Por meio de uma coleta piloto e com base em estudos sobre o gênero *Processa* (Bauer, 1985; Rasch & Bauer, 2015), verificou-se que há uma maior captura durante o período noturno.

Para a obtenção dos dados afim de analisar o crescimento relativo e razão sexual, utilizou-se indivíduos de todas as estações coletadas, sendo elas: outono e inverno de 2016; verão e primavera de 2017; verão, outono, inverno e primavera de 2018 e verão de 2019. Para as análises da fecundidade e investimento reprodutivo, utilizou-se os indivíduos obtidos nos anos de 2016 e 2017. Já para verificar a correlação da abundância

dos indivíduos e sua correlação com os fatores abióticos, utilizou-se apenas os dados obtidos nos anos de 2018 e 2019.

O material coletado foi armazenado em sacos plásticos contendo água do mar para ser transportado até a base onde foi triado previamente, ainda em Ubatuba. Posteriormente, os espécimes foram armazenados em frascos e conservados com uma solução de álcool 70%. As fêmeas ovígeras foram individualizadas em microtubos contendo etanol 70% para evitar a perda de ovos, e armazenadas até o momento das análises no laboratório. Todos os espécimes de *P. hemphilli* foram identificados de acordo com Almeida & Bezerra (2011).

3.3. Amostragem dos fatores abióticos

Foram obtidas, em cada estação, amostras da água de fundo com uma garrafa de Van Dorn, com o objetivo de determinar o valor dos seguintes fatores abióticos: temperatura medida por meio de um termometro de precisão 0,1 °C e salinidade por meio de um refratômetro óptico específico.

O substrato foi coletado por meio de um pegador do tipo Van Veen, com área de amostragem 0,06 m². Cada amostra foi devidamente identificada, congelada e transportada até o laboratório para as análises.

Em laboratório, o teor de matéria orgânica (MO) foi determinado utilizando uma subamostra de 10 g do substrato coletado em cada estação, previamente secas em uma estufa a 70°C por 72 horas. Tais amostras foram acondicionadas em cadinhos de porcelana e submetidas a uma temperatura de 500 °C durante três horas, numa mufla. Em seguida, cada amostra foi novamente pesada obtendo-se, pela diferença de peso (peso livre das

cinzas), o teor de matéria orgânica do substrato em gramas, o qual foi posteriormente convertido em porcentagem (Mantellato e Fransozo, 1999).

Quanto a composição granulométrica, primeiramente as amostras foram descongeladas e levadas para a estufa à 70 °C por 72 horas. Em seguida, uma amostra de 100 g de cada estação foi tomada e a cada uma foi adicionado 250 ml da solução de 0,2 N de hidróxido de sódio (NaOH) para separação do silte + argila. Logo após, as amostras foram lavadas em uma peneira com malha 0,063 mm, permitindo assim, somente a passagem de silte + argila. O sedimento restando foi seco novamente em estufa por 24 horas e posteriormente foi submetido à técnica do peneiramento diferencial, que consiste na passagem do sedimento através de um conjunto de peneiras de malhas diferentes, dispostas em ordem decrescente. As peneiras foram agitadas manualmente, permitindo a separação dos grânulos de diferentes diâmetros do sedimento em cada peneira, cujo conteúdo foi novamente pesado, encontrando-se assim a porcentagem média de cada fração (Costa *et al.*, 2007).

Os diâmetros das malhas das peneiras seguem a escala americana proposta por Wentworth (1922): cascalho (fragmentos biodetríticos) (> 2 mm); areia muito grossa (1 [2 mm); areia grossa (0,5 [1mm); areia média (0,25 [0,5 mm); areia fina (0,125 [0,25 mm); areia muito fina (0,0625 [0,125 mm) e silte + argila (<0,0625 mm).

3.4. Análise dos dados

3.4.1. Crescimento relativo

Para as análises do crescimento relativo, foram utilizados 400 indivíduos, sendo 200 machos e 200 fêmeas, entre elas, fêmeas ovígeras e não ovígeras. Para cada relação,

foram excluídos os indivíduos que possuíam a estrutura que representa a variável dependente danificada ou ausente.

Foram mensuradas as seguintes estruturas corpóreas: comprimento da carapaça (CC) ; comprimento do própodo (Pp), do carpo (Cp), mero (Mp) do primeiro (1) e do segundo (2) pereópodos; largura da 2ª pleura abdominal (2PI); comprimento do apêndice interno (AI) e comprimento do apêndice masculino (AM) apenas nos machos, cujos valores foram, posteriormente, utilizados para obtenção dos resultados através da fórmula $Y = a.x^b$. Verificou-se, para as relações dos pereópodos, se há diferença entre o lado direito e esquerdo através do Test T ($p < 0,05$) utilizando, então, apenas os dados morfométricos obtidos da mensuração dos pereópodos do lado direito.

O comprimento da carapaça foi padronizado como sendo a distância entre o ângulo pós orbital e a borda posterior dorsal da carapaça, e foi obtido através de um paquímetro digital. Todas as outras medidas foram obtidas através de um estereomicroscópio Zeiss, modelo AxioCam Erc 5s.

Os valores morfométricos dos indivíduos foram utilizados para obtenção do crescimento relativo através da fórmula $Y = a.x^b$, da qual foi utilizada a versão linearizada ($\log y = \log a + b \cdot \log x$), em que y é a variável dependente (estrutura morfológica), x é a variável independente, b é a variável alométrica e a é onde a linha intercepta o eixo y . A condição alométrica b para cada estrutura será analisada seguindo os parâmetros $b = 1$: isometria; $b < 1$: alometria negativa; $b > 1$: alometria positiva através do teste t de Student ($H_0: b = 1; \alpha = 5\%$) (Zar, 1996).

Com base em Sampedro *et al.*, (1999), a partir das relações lineares do crescimento relativo, foi realizada uma análise não hierárquica *k-means* clustering sobre os dados logaritmizados com a finalidade de dividir os dados em dois grupos previamente estabelecidos, minimizando a variância dentro destes e aumentando a variância entre os

mesmos. Os resultados dessa análise foram refinados através de uma análise discriminante.

Para testar os coeficientes angulares e lineares entre os grupos – jovens e adultos, para destacar o valor em que se atinge a maturidade sexual morfológica – afim de evidenciar se os dados para cada relação utilizada se ajustarão melhor a uma única reta ou se as categorias demográficas encontradas deverão ser representadas por diferentes equações lineares, os dados logaritmizados de cada categoria foram submetidos a uma análise de covariância (*Ancova*).

Para determinar a maturidade sexual funcional das fêmeas, considerou-se como maduras, todas aquelas com tamanho (CC mm) igual ou maior que o da menor fêmea ovígera.

3.4.2. Fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo

Com o objetivo de investigar a fecundidade, obtenção do volume dos ovos e investimento reprodutivo, retirou-se cuidadosamente os ovos do abdome das fêmeas afim de contá-los, mensurá-los e classificá-los nos três estágios de desenvolvimento propostos por Oliveira *et al.* (2018). Sendo eles: Estágio inicial (IN), no qual não há evidência de olhos e observa-se a presença de vitelo ocupando de 75-100% do volume dos ovos; Estágio intermediário (IT), no qual observa-se olhos vestigiais e uma diminuição da quantidade de vitelo (cerca de 50-75% do volume dos ovos) e Estágio final (F) onde os olhos já se encontram bem visíveis e o vitelo ocupa apenas 25-50% do volume.

Para estimar a fecundidade, as fêmeas ovígeras foram mensuradas quanto ao comprimento da carapaça (CC mm) utilizando um paquímetro digital e os ovos foram colocados em placas de Petri quadriculadas para serem contados, separando-os de 10 em

10 em cada quadrante e contando o número de quadrantes para se obter a quantidade total de ovos. Todos os dados foram testados quanto a normalidade *Shapiro Wilk* ($\alpha= 0,05$) e de acordo com o resultado os testes estatísticos mais adequados para cada análise foram selecionados. A correlação entre o tamanho da fêmea (CC mm) e o número total de ovos foi testada através da Correlação de *Spearman* ($\alpha= 0,05$).

Posteriormente, separou-se 15 (quinze) ovos de cada fêmea para serem mensurados quanto aos diâmetros maior e menor através de um estereomicroscópio ótico, afim de obter o volume médio. O volume dos ovos foi determinado através da aplicação da fórmula $VO = 1/6*\pi*I^3$, onde I é a média dos diâmetros, sendo $\pi=3,14$ (Jones & Simons, 1983). Com o intuito de analisar a variação do volume dos ovos em cada fase do desenvolvimento embrionário, foram utilizadas fêmeas portando ovos nos três estágios.

Foi verificado se houve diferença no volume dos ovos por estágio de desenvolvimento e durante as estações do ano com uma Análise de Variância (ANOVA, $p < 0,05$).

Para estimar o investimento reprodutivo (IR) as fêmeas e as massas de ovos foram colocadas em placas de Petri individuais, submetidas à secagem na estufa à 60°C durante 48h e pesadas, placa por placa, em uma balança de precisão 0,0001g. Tanto para a fecundidade quanto para o investimento reprodutivo, foram utilizadas apenas as fêmeas portando ovos no estágio inicial de desenvolvimento, evitando, assim, que os resultados fossem influenciados por possível perda de ovos durante o desenvolvimento nos estágios seguintes.

Para o cálculo do IR foi utilizada a fórmula proposta por Clarke *et al.* (1991), onde $IR = \text{peso total dos ovos} / \text{peso total da fêmea (sem a massa de ovos)}$. Os dados de tamanho

das fêmeas e do investimento reprodutivo foram confrontados testando se há correlação entre ambos (*Pearson*, $\alpha= 0,05$).

3.4.3. Fatores abióticos

Três classes granulométricas principais foram definidas segundo Magliocca & Kutner (1965): Classe A – corresponde à porcentagem de areia média (AM), areia grossa (AG), areia muito grossa (AMG) e cascalho (C); Classe B – corresponde à porcentagem de areia fina (AF) e areia muito fina (AMF); Classe C – corresponde à porcentagem de silta + argila. As classes foram expressas em $\phi = -\log_2$ (diâmetro do grão em milímetros) e as seguintes frações de tamanho foram obtidas: cascalho (<-1), areia muito grossa ($-1 \phi < 0$), areia grossa ($0 \phi < 1$), areia média ($1 \phi < 2$), areia fina ($2 \phi < 3$), areia muito fina ($3 \phi < 4$) e silte e argila (> 4) (Tucker, 1988; Costa *et al.*, 2007).

A partir das porcentagens de cada tipo de sedimento obtidas, as medidas de tendência central (ϕ) foram calculadas, cujo resultados determina as frações granulométricas mais frequentes no sedimento. Esses valores foram calculados com base em dados extraídos graficamente de curvas acumulativas de distribuição de frequência das amostras de sedimento mediante a fórmula $M(\phi) = (\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84})/3$ (Suguiu, 1973).

Além disso, testou-se a correlação entre a abundância de indivíduos machos, fêmeas e fêmeas ovígeras e cada fator ambiental analisado – temperatura, salinidade, ϕ e teor de matéria orgânica (MO) (*Pearson*, $p < 0,05$), e em cada estação coletada (*Kruskal Wallis*, $p < 0,05$).

3.4.4. Razão sexual

Afim de auferir a razão sexual, os indivíduos – tanto machos quanto fêmeas ovigeras e não ovígeras – coletados foram contados e mensurados quanto ao comprimento da carapaça para posterior distribuição entre classes de tamanho pré-definidas, obtendo assim a relação entre a quantidade de machos e fêmeas em cada classe de tamanho, extrapolando para a população. A razão sexual também foi investigada entre as estações coletadas, afim de identificar possíveis flutuações sazonais.

Para tal, foi aplicado o teste do qui-quadrado (X^2) com nível de significância de 5% (Sokal & Rohlf, 1995) visando observar se a razão sexual seguiu o valor esperado de 0,50 (1:1), ou se houve variação entre as classes de tamanho e entre as estações do ano. O teste não foi aplicado nas estações ou classes de tamanho com número inferior a vinte indivíduos amostrados ou com ausência de um dos sexos.

4. RESULTADOS

4.1. Crescimento relativo e maturidade sexual morfológica e funcional

Todas as relações apresentaram diferença significativa no coeficiente linear ou angular entre jovens e adultos (*ANCOVA*, $p < 0.05$) (Tabela 1). Não houve diferença significativa nas dimensões entre os pereópodos do lado direito e esquerdo (*Mann-Whitney* $p > 0,05$), portanto, utilizou-se para as análises, apenas os dados obtidos nos pereópodos do lado direito.

Tabela 1. *Processa hemphilli*, Manning & Chace, 1971. Resultado da análise de covariância (ANCOVA) entre jovens e adultos de machos e fêmeas para cada relação morfométrica. Par = parâmetros, *F* = valor do teste, *P* = significância, * diferença significativa $P < 0,05$.

Relação	Fator (grupo)	Par. (Log)	<i>F</i>	<i>P</i>
CC x Pp1	Machos (J x A)	a	25.513	0.000*
		b	0.987	0.322
	Fêmeas (J x A)	a	10.947	0.001*
		b	1.946	0.165
CC x Cp1	Machos (J x A)	a	76.514	0.000*
		b	2.946	0.087
	Fêmeas (J x A)	a	78.367	0.000*
		b	0.166	0.684
CC x Mp1	Machos (J x A)	a	33.142	0.000*
		b	1.487	0.224
	Fêmeas (J x A)	a	67.612	0.000*
		b	0.209	0.648
CC x Pp2	Machos (J x A)	a	213.668	0.000*
		b	1.438	0.232
	Fêmeas (J x A)	a	41.098	0.000*
		b	0.969	0.326
CC x Cp2	Machos (J x A)	-	-	-
		b	15.656	0.000*
	Fêmeas (J x A)	-	-	-
		b	7.101	0.008*
CC x Mp2	Machos (J x A)	a	26.776	0.000*
		b	1.866	0.173
	Fêmeas (J x A)	-	-	-
		b	64.881	0.000*
CC x 2PI	Machos (J x A)	a	36.440	0.000*
		b	0.248	0.619
	Fêmeas (J x A)	-	-	-
		b	4.855	0.029*
CC x AI	Machos (J x A)	a	84.046	0.000*
		b	0.132	0.718
	Fêmeas (J x A)	a	25.604	0.000*
		b	1.924	0.168
CC x AM	Machos (J x A)	-	-	-
		b	4.678	0.032*

Comprimento do própodo dos pereópodos (Pp), comprimento do carpo dos pereópodos (Cp), comprimento do mero dos pereópodos (Mp), comprimento da segunda pleura abdominal (2PI), comprimento do apêndice interno (AI) e comprimento do apêndice masculino (AM). jovens (J), adultos (A).

As relações que melhor evidenciaram mudanças no coeficiente alométrico entre as fases juvenil e adulta foram, CC x Cp2 para os machos (figura 3) apresentando alometria positiva na fase juvenil e alometria negativa na fase adulta enquanto para as fêmeas, essa diferença foi melhor evidenciada na relação CC x 2Pl (figura 4), apresentando alometria positiva na fase juvenil e isometria na fase adulta. Os valores estimados da maturidade sexual morfológica foram de 3,2 e 3,6 mm CC para machos e fêmeas, respectivamente. Tais resultados podem ser melhor observados nas figuras 2 e 3.

Quanto às demais estruturas mensuradas, nos machos, as análises do crescimento relativo resultaram em alometria negativa, tanto na fase juvenil quanto na fase adulta, nas seguintes relações: CC x Pp1, CC x Cp1, CC x Mp1, CC x Pp2, CC x Mp2, CC x 2Pl, CC x AM e CC x AI; a relação CC x Cp2 resultou em alometria positiva na fase juvenil e alometria negativa na fase adulta. Já para as fêmeas, as análises resultaram em alometria negativa para juvenis e adultas foram: CC x Pp1, CC x Cp1, CC x Mp1, CC x Pp2, CC x Cp2, CC x Mp2, CC x AI e a análise da relação CC x 2Pl resultou em alometria positiva na fase juvenil e isometria na fase adulta do desenvolvimento. A descrição detalhada de cada análise, para cada relação, pode ser consultada na Tabela 2.

Tabela 2. *Processa hemphilli*, Manning & Chace, 1971. Análise dos dados morfométricos. Comprimento da carapaça (CC) como variável independente (dados transformados em log).

Relação	Sexo	N	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	T (b=1)	<i>P</i>	Alometria
CC x Pp1	MJ	48	-0.299	0.616	0.446	3.330	<0.001	-
	MA	116	-0.260	0.589	0.414	5.634	<0.001	-
	FJ	42	-0.345	0.771	0.583	2.234	<0.001	-
	FA	124	-0.336	0.788	0.511	2.775	<0.001	-
CC x Cp1	MJ	70	-0.710	0.892	0.455	0.881	<0.001	-
	MA	74	-0.561	0.685	0.405	3.208	<0.001	-
	FJ	57	-0.661	0.802	0.564	1.746	<0.001	-
	FA	111	-0.657	0.901	0.503	0.993	<0.001	-

	MJ	25	-0.168	0.762	0.430	2.729	0.206	-
CC x Mp1	MA	121	-0.314	1.020	0.490	0.052	<0.001	0
	FJ	58	-0.167	0.783	0.524	1.882	<0.001	-
	FA	109	-0.118	0.784	0.460	2.444	<0.001	-
Continuação	MJ	36	-0.627	0.513	0.403	7.018	0.280	
		01	-0.165	0.528	0.460	5.811	0.513	-
	FJ	45	-0.698	0.675	0.570	2.690	0.045	-
	FA	102	-0.654	0.620	0.475	4.8888	<0.001	-
CC x Cp2	MJ	62	-0.397	1.284	0.609	2.133	<0.001	+
	MA	104	-0.199	0.901	0.537	1.000	<0.001	-
	FJ	54	-0.063	0.616	0.539	4.330	<0.001	-
	FA	103	0.122	0.800	0.563	2.583	<0.001	-
CC x Mp2	MJ	61	-0.237	0.626	0.505	4.584	<0.001	-
	MA	100	-0.361	0.835	0.551	1.546	<0.001	-
	FJ	50	-0.243	0.642	0.528	3.192	0.026	-
	FA	106	-0.382	0.931	0.606	0.874	<0.001	-
CC x 2PI	MJ	48	-0.153	0.815	0.508	1.460	<0.001	-
	MA	135	-0.112	0.774	0.520	3.000	<0.001	-
	FJ	53	-0.402	1.412	0.490	-1.856	<0.001	+
	FA	124	-0.187	1.033	0.536	-0.327	<0.001	0
CC x AI	MJ	17	-0.965	0.817	0.514	1.005	0.777	-
	MA	21	-0.323	0.277	0.405	6.225	0.865	-
	FJ	33	-0.683	0.440	0.464	4.979	<0.001	-
	FA	85	-0.818	0.764	0.520	2.448	<0.001	-
CC x AM	MJ	54	-0.556	0.665	0.517	3.180	0.009	-
	MA	88	-0.494	0.599	0.510	5.163	<0.001	-

Obs comprimento do própodo dos pereópodos (Pp), comprimento do carpo dos pereópodos (Cp), comprimento do mero dos pereópodos (Mp), comprimento da segunda pleura abdominal (2PI), comprimento do apêndice interno (AI) e comprimento do apêndice masculino (AM).

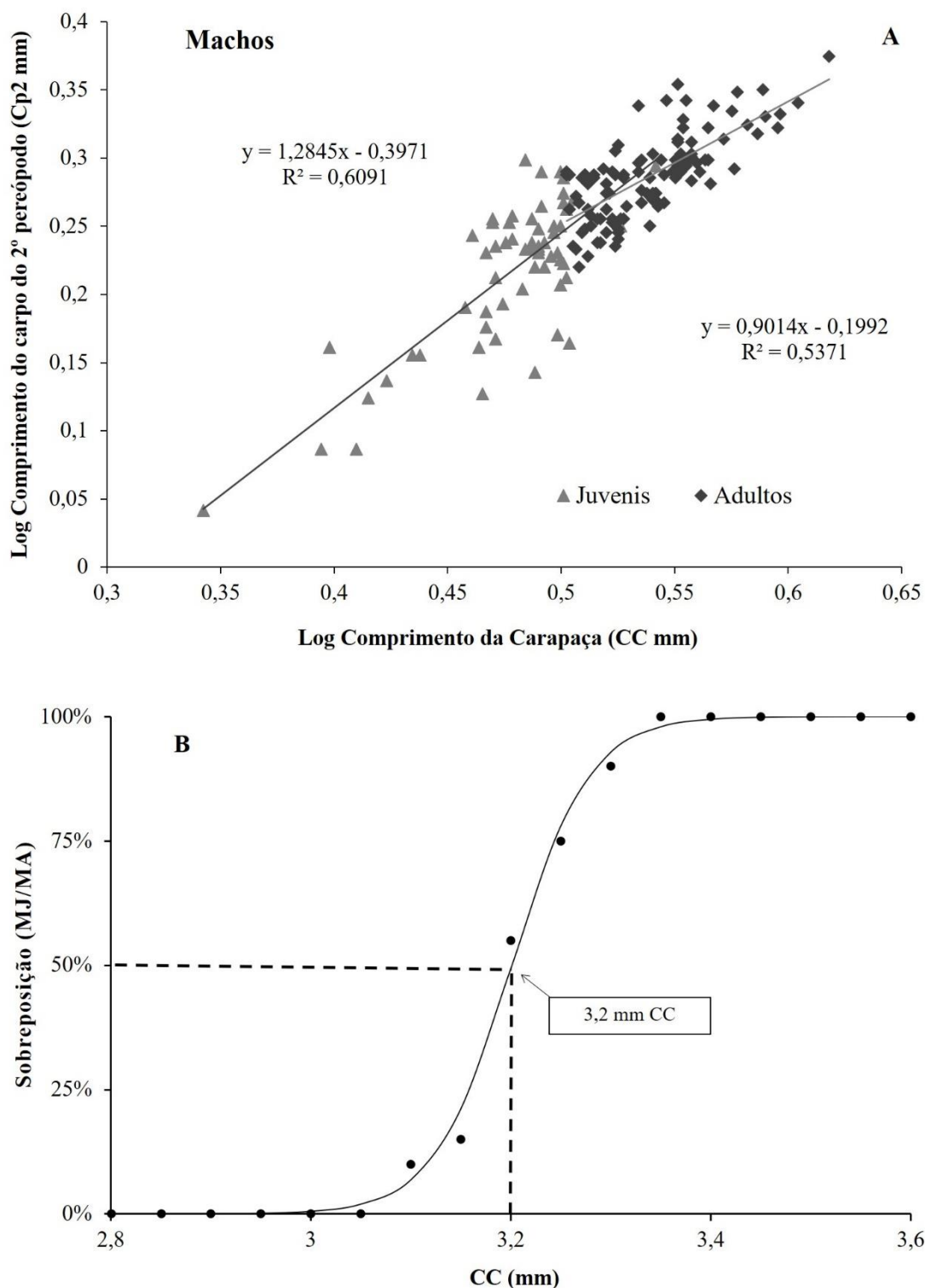


Figura 3: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. (A) Tamanho estimado de maturidade sexual morfológica para machos; (B) Nos machos, os tamanhos estimados correspondem ao comprimento da carapaça do ajuste da regressão logística de jovens e adultos sobrepostos, indicando o tamanho em que estão morfológicamente maduros.

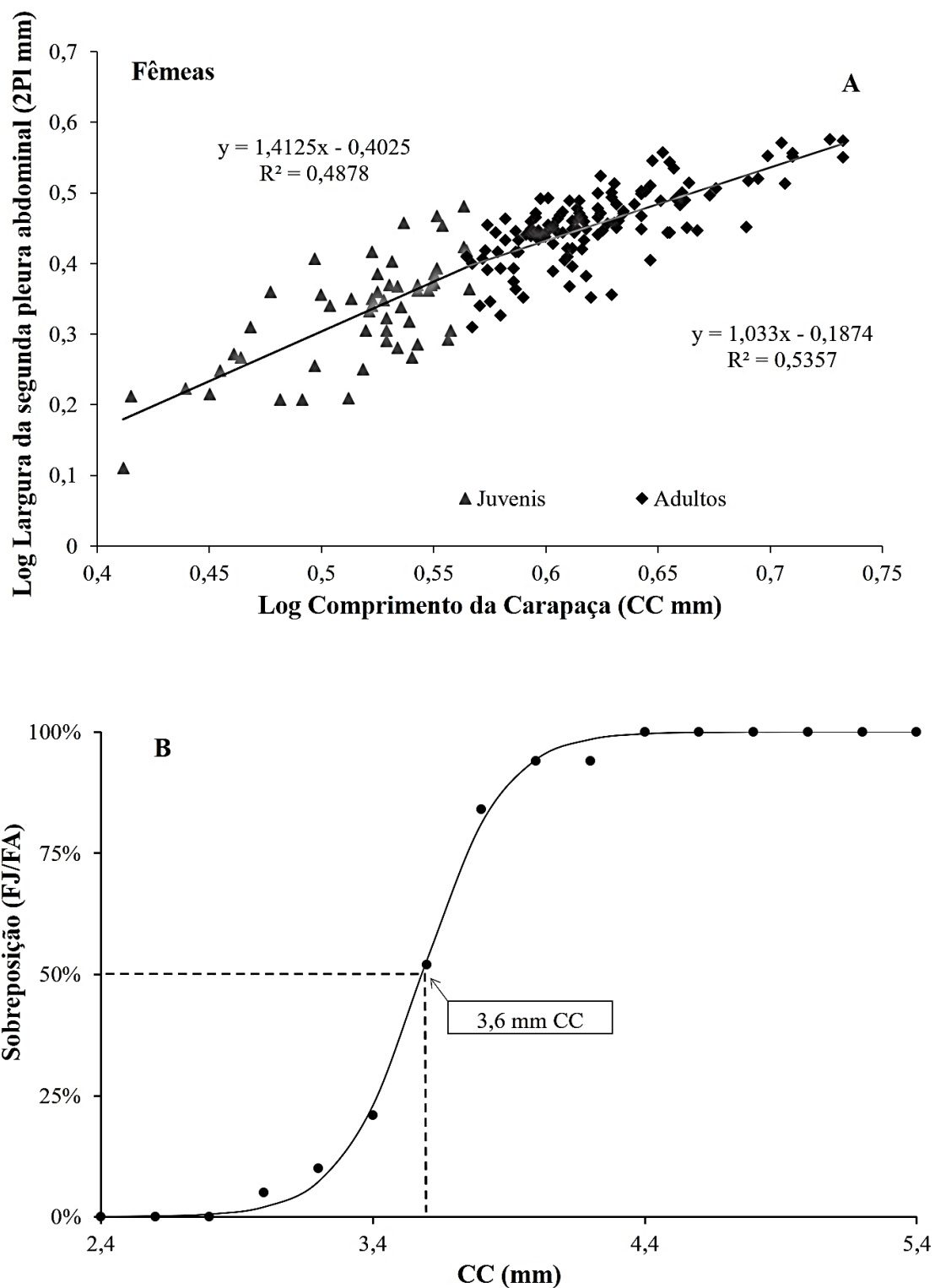


Figura 4: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. (A) Tamanho estimado de maturidade sexual morfológica para fêmeas; (B) Nas fêmeas, os tamanhos estimados correspondem ao comprimento da carapaça do ajuste da regressão logística de jovens e adultas sobrepostas, indicando o tamanho em que estão morfológicamente maduros.

A menor fêmea ovígera encontrada apresentou um tamanho de 3,3 mm CC, com a qual constatou-se o tamanho da maturidade sexual funcional.

4.2. Fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo

Foram utilizadas para as análises de fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo, fêmeas coletadas, no verão e no outono, pois, no inverno, foram obtidas apenas duas fêmeas ovígeras e na primavera não foram encontrados indivíduos de *P. hemphilli* nas coletas. Anteriormente à realização de todas as análises, testou-se a normalidade dos dados (*Shapiro-Wilk*, $p < 0,05$).

A média de ovos por fêmea portanto ovos em estágio inicial de desenvolvimento foi de $264,22 \pm 141,01$ e o tamanho das fêmeas (CCmm) variou de 3,34 mm a 5,33 mm, com média de $4,32 \pm 0,51$ mm (Tabela 3). O número de ovos por fêmea considerando todos os estágios de desenvolvimento variou de 22 a 592, com uma média de $256,4 \pm 134,62$. No verão, a média de ovos por fêmea foi de $234,9 \pm 131,9$ e, no outono, $297,9 \pm 131,3$, não havendo diferença significativa no número de ovos entre as estações analisadas.

Constatou-se correlação positiva entre o comprimento da carapaça com o número de ovos, evidenciando um aumento proporcional do número de ovos com o tamanho das fêmeas (*Spearman*, $p < 0,05$) (Figura 4). A fecundidade média nos estágios de desenvolvimento inicial, intermediário e final pode ser observada na Tabela 3. Não houve diferença significativa na fecundidade entre as estações analisadas (*ANCOVA*, $p < 0,05$).

Tabela 3: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. Fecundidade média por estágio de desenvolvimento dos ovos.

Estágio	Número de fêmeas	CC (mm) min – máx	Fecundidade média \pm dp
Inicial	28	3,34 – 5,40	264,22 \pm 141,01
Intermediário	24	3,42 – 5,13	266,74 \pm 117,83
Final	42	3,26 – 5,33	256,22 \pm 134,62

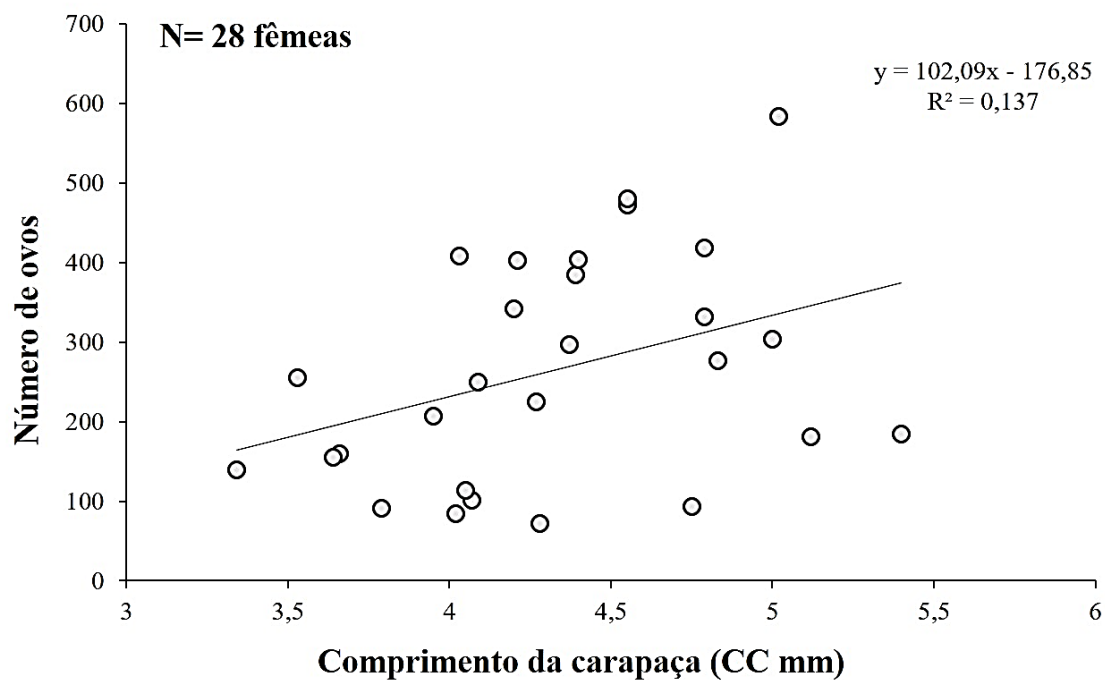


Figura 5: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. Correlação entre comprimento da carapaça CC (mm) e fecundidade de fêmeas com ovos em estágio inicial de desenvolvimento.

Não houve diferença na correlação entre o número de ovos e o tamanho das fêmeas nos diferentes estágios de desenvolvimento (ANCOVA) (Tabela 4), não havendo perda significativa de ovos entre os estágios de desenvolvimento.

Tabela 4: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. Resultado da análise de covariância (ANCOVA) do número de ovos entre os estágios de desenvolvimento.

Relação	Par. (log)	F	P
IN x IT	<i>a</i>	0,022	0,883
	<i>b</i>	0,094	0,761
IN x F	<i>a</i>	0,044	0,833
	<i>b</i>	0,680	0,412
IT x F	<i>a</i>	0,108	0,744
	<i>b</i>	0,124	0,726

O volume médio dos ovos foi de $0,0279 \pm 0,007 \text{ mm}^3$ e durante os estágios de desenvolvimento foi de $0,022 \pm 0,006 \text{ mm}^3$ (inicial), $0,027 \pm 0,001 \text{ mm}^3$ (intermediário) e $0,032 \pm 0,007 \text{ mm}^3$ (final). Não houve diferença significativa no volume dos ovos entre as estações amostradas (*Kruskal-Wallis*, $p < 0,05$). Observou-se diferença significativa no volume dos ovos entre os estágios inicial e final (IN x F) e entre os estágios inicial e intermediário (IN x IT), entretanto, não houve diferença significativa entre os estágios intermediário e final (IT x F) (*ANOVA*, $p < 0,05$). Esses resultados podem ser observados detalhadamente na Figura 5.

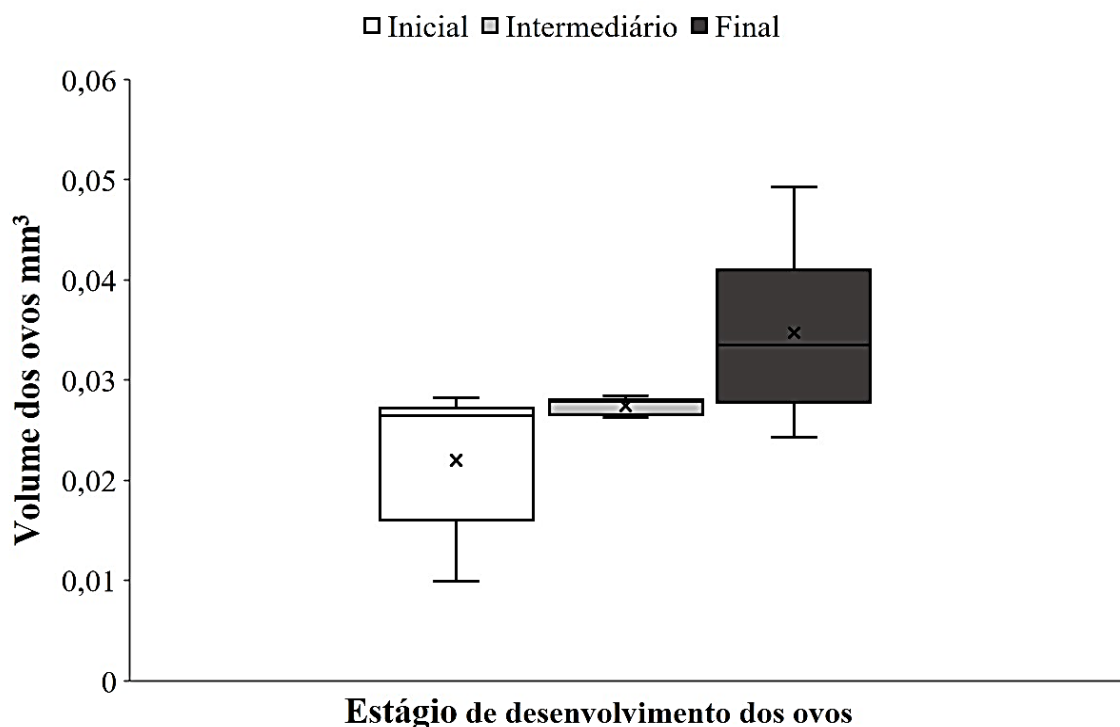


Figura 6: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. Correlação entre o volume dos ovos (mm^3) entre os estágios de desenvolvimento.

Em média, o investimento reprodutivo foi de $52,43\% \pm 20,20\%$. Durante as estações analisadas, o valor médio do IR foi de $58,27\% \pm 19,31\%$ no outono e $47,07\% \pm 20,29\%$ no verão. Não houve diferença significativa do IR entre as estações (ANOVA, $p > 0,05$). A correlação entre CC mm e o investimento reprodutivo foi testada e não foi significativa, apontando que o IR não está diretamente relacionado ao tamanho da fêmea (Pearson, $p < 0,05$).

4.3. Fatores abióticos

Os valores de temperatura da água de fundo apresentaram uma média de $26,12^\circ\text{C} \pm 4,13^\circ\text{C}$, cuja menor temperatura ocorreu na primavera (22°C) e a maior, no verão (31°C). A salinidade variou de 33 a 36 com média de $34,5 \pm 1,29$. Já o teor de matéria

orgânica variou de 7,30% e 11,10%, com média de $9,25\% \pm 1,60\%$, tendo apresentado a maior porcentagem no inverno e a menor no outono. (Figura 6 - A).

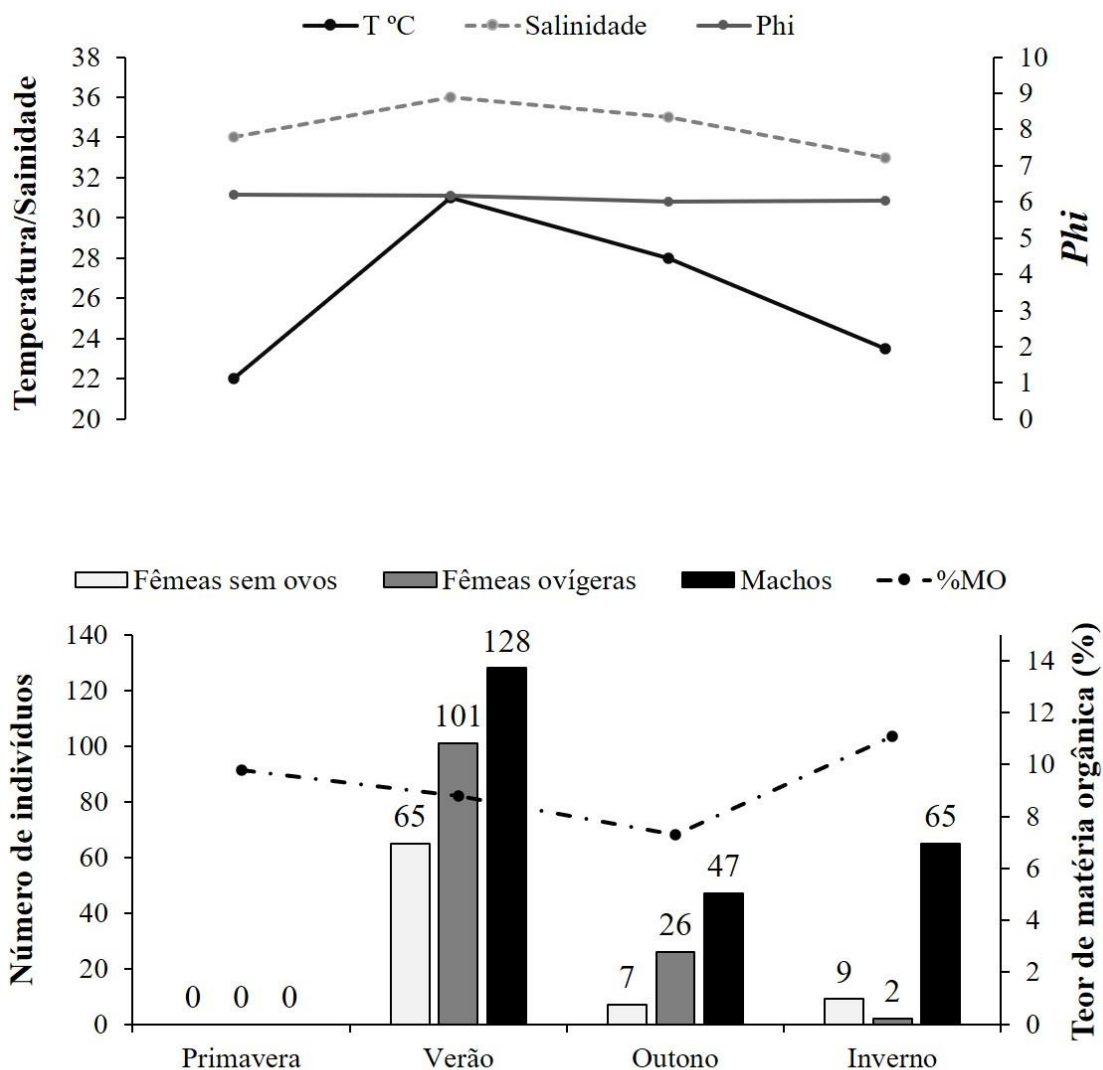


Figura 7: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. **A:** Variação dos fatores ambientais durante as estações coletadas; **B:** variação da abundância dos indivíduos durante as estações coletadas e em relação ao teor de MO (%).

Não houve correlação entre a abundância dos indivíduos machos, fêmeas e fêmeas ovíferas e nenhum dos fatores ambientais (*Pearson*, $p > 0,05$), porém, não foram encontrados indivíduos na primavera, sendo essa a estação que diferiu significativamente das outras estações em relação à abundância (*Kruskal Wallis*, $p < 0,05$) (Figura 6- B).

A granulometria não apresentou grande variação entre as estações coletadas e foi constituída predominantemente por silte + argila (Classe C), com valores de ϕ entre 6,0 a 6,16 (média = $6,10 \pm 0,10$) (Figura 9).

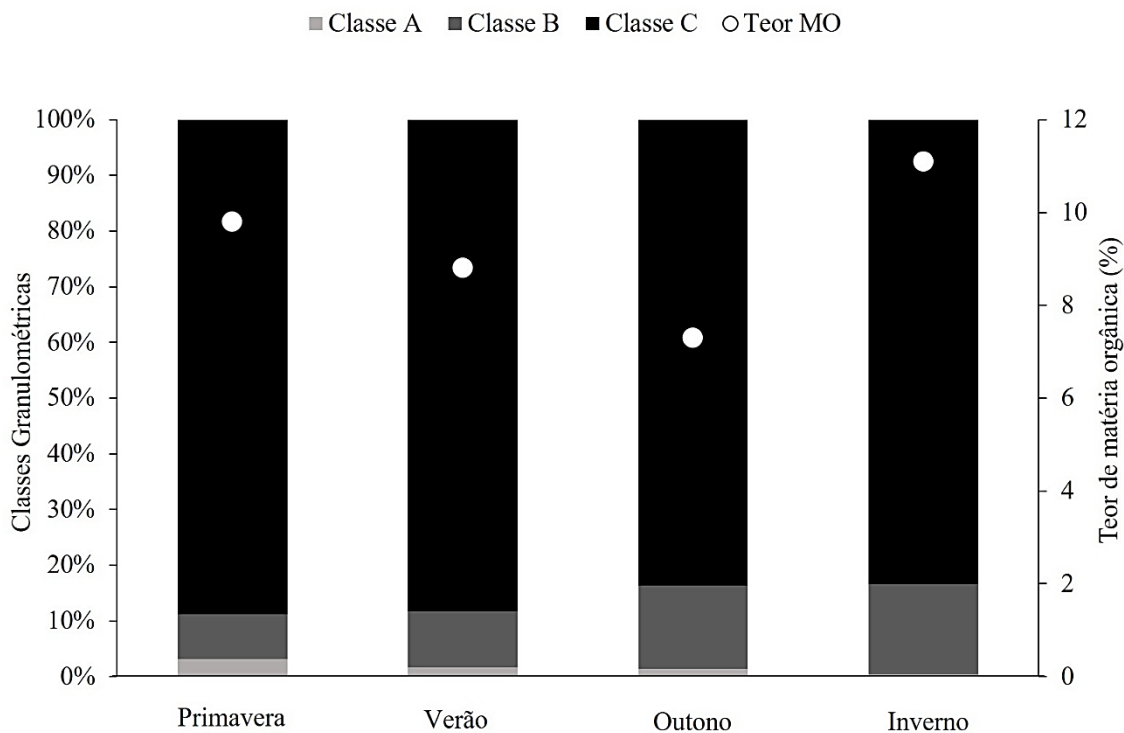


Figura 8: Porcentagem das classes granulométricas e de matéria orgânica das quatro estações coletadas. Classe A: cascalho, areia muito grossa, grossa e média; Classe B: areia fina e muito fina; Classe C: silte + argila.

4.4. Razão Sexual

A razão sexual foi desviada a favor dos machos no outono e para fêmeas no verão (Tabela 5), porém, não houve diferença significativa entre a razão sexual nas estações. Analisando a razão por classes de tamanho foi possível observar uma proporção maior de machos nas menores classe (2,5 [3,5 mm CC) e o inverso nas maiores classes de tamanho, ou seja, predominância de fêmeas (3,5 [5,5 mm CC) (Tabela 6; Figura 9). No entanto, ao

analisar a população como um todo (todas as estações e classes de tamanho), não há diferença significativa na razão sexual ($X^2, p < 0,05$).

Tabela 5: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. Proporção de machos e fêmeas nas estações do ano analisadas.

Estação	M	F	Total	Valor de p	X^2	Razão (M:F)
Outono	47	33	80	0,117	2,450	0,587
Verão	179	192	371	0,05	0,455	0,482
Total	226	225	451	0,962	0,002	0,501

Tabela 6: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. Proporção de machos e fêmeas por classes de comprimento de carapaça CC (mm).

Classes CC mm	M	F	Total	Valor de p	X^2	Razão (M:F)
1,5 [2	0	1	1	-	-	-
2 [2,5	4	1	5	-	-	-
2,5 [3	37	8	45	1,54E-05	18,689	0,822
3 [3,5	122	32	154	4,09E-13	52,597	0,792
3,5 [4	56	66	122	0,36528*	0,810	0,459
4 [4,5	6	77	83	6,53E-15	60,735	0,072
4,5 [5	1	26	27	1,50E-06	23,148	0,037
5 [5,5	0	14	14	-	-	-
Total	226	225	451	0,962	0,002	0,501

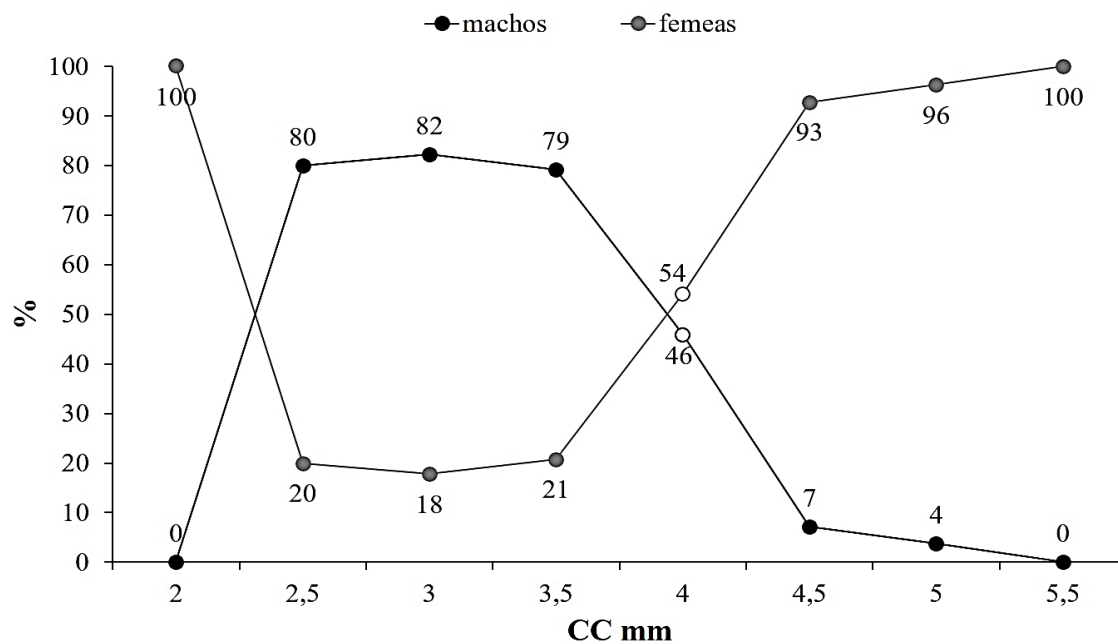


Figura 9: *Processa hemphilli* Manning & Chace, 1971. Variação na proporção de machos e fêmeas nas classes de tamanho. Os marcadores sem preenchimento representam a classe de tamanho em que não houve diferença significativa na proporção de machos e fêmeas ($p > 0,05$).

5. DICUSSÃO

5.1. Crescimento relativo e maturidade sexual e funcional

Observou-se para *P. hemphilli* que a estrutura que recebeu maior investimento energético foi diferente entre os sexos e também, houve um investimento energético distinto entre as fases de desenvolvimento jovem e adulta nessas mesmas estruturas, analisando as estruturas mensuradas, principalmente naquelas diretamente relacionadas à reprodução, o que pode ser chamado de “sex allocation” (Charnov, 1982), já que, segundo Lika (2003), um indivíduo pode consumir determinada quantidade de energia para cada processo fisiológico, como crescimento, desenvolvimento e reprodução.

Assim como na maioria dos camarões carídeos, as relações dos quelípodos para os machos e da segunda pleura abdominal para as fêmeas foram as que melhor evidenciaram diferenciações na taxa de crescimento, determinando a maturidade sexual morfológica. Estas são estruturas relacionadas diretamente com os processos reprodutivos desses animais (Moraes-Riodades & Valenti, 2002).

O crescimento alométrico positivo na fase juvenil e alométrico negativo na fase adulta do carpo direito do segundo par de pereópodos – ou segundo quelípedo – para os machos, representa uma característica fundamental para a reprodução, pois, este apêndice é utilizado em comportamentos agonísticos como a disputa por fêmeas e território, a corte e até mesmo o comportamento de cópula (Hartnoll, 1974; Versluis, 2000). Nas fêmeas, o crescimento dessa estrutura em relação à carapaça foi alométrico negativo em ambas as fases do desenvolvimento, apontando assim, a diferença das estratégias reprodutivas entre os sexos.

A segunda pleura abdominal, nas fêmeas, apresentou crescimento alométrico positivo nos juvenis e crescimento isométrico nas adultas, apontando um grande

investimento no crescimento dessa estrutura até que se atingisse a maturidade sexual e, posteriormente, uma estabilização no crescimento da mesma. Esse fenômeno pode ser explicado pelo fato de, nos camarões carídeos, assim como os três primeiros segmentos do abdômen, o tamanho da segunda pleura abdominal estar diretamente associado ao esforço reprodutivo, pois, quanto maior essa estrutura, maior a quantidade de ovos que a fêmea consegue incubar em seu abdômen (Bauer, 2004).

Essa alteração no tipo do crescimento da segunda pleura nas fases juvenil e adulta observado nas fêmeas é conhecido como “breeding dress” (Bauer, 2004) ou “muda nupcial”, e é definido como a muda que ocorre assim que a fêmea se torna madura, afim de expandir o espaço em que os ovos ficarão incubados, otimizando assim a capacidade de armazenamento e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo.

Ao analisar a relação da mesma estrutura para os machos, o crescimento constatado foi alométrico negativo em ambas as fases do desenvolvimento, ou seja, essa estrutura cresceu a uma proporção menor em relação ao corpo antes e depois dos indivíduos atingirem sua maturidade sexual, apontando assim, que para esses indivíduos o crescimento de tal estruturas não teria influência em seu potencial reprodutivo e, portanto, tornando evidente que há estratégias reprodutivas diferenciadas entre os sexos.

Ao comparar os valores da maturidade sexual morfológica (3,6 mm CC) estimada pelo crescimento relativo e da maturidade sexual funcional (3,26 mm CC) observada na fêmea de menor tamanho coletada, notou-se uma pequena diferença, porém, muitas das fêmeas coletadas nas classes de tamanho inferiores a 3,6 mm CC apresentavam gônadas maduras sem possuir ovos, ou seja, possivelmente as larvas da primeira ninhã já teriam eclodido e estas fêmeas estariam prontas para uma nova desova, já que as mesmas se tornam funcionalmente maduras em torno de 3,26 mm CC mas nem todas as fêmeas nessa classe de tamanho apresentaram ovos. Essas características podem indicar desova

sucessiva, padrão de desova já observado em *Ambidexter symmetricus* (Rasch & Bauer, 2015) outra espécie da família Processidae.

Segundo Marciano *et al.* (2018), as fêmeas podem aumentar seu potencial reprodutivo ao longo das desovas sucessivas. Esse fator pode, também, explicar juntamente com a capacidade de maiores fêmeas armazenarem uma maior massa de ovos, o aumento da quantidade de ovos diretamente proporcional ao aumento do tamanho das fêmeas, pois, em teoria, fêmeas maiores teriam passado por mais desovas que as de menor tamanho.

Exceto a relação entre o mero do primeiro pereópodo (Mp1) e CC nos machos, as demais relações analisadas apresentaram crescimento alométrico negativo em ambas as fases de desenvolvimento e em ambos os sexos, demonstrando assim, que o crescimento de tais estruturas não está relacionado à reprodução. A relação supracitada, mesmo apresentando mudança na proporção do crescimento, não apresentou grande investimento energético para o crescimento da variável dependente em nenhuma das fases, não sendo significativas para apontar o tamanho em que os indivíduos atingiram sua maturidade sexual morfológica.

As alterações de investimento energético para o crescimento do carpo nos machos e da segunda pleura nas fêmeas na fase adulta em relação aos juvenis, sugerem que ocorra um grande investimento de energia no seu desenvolvimento até que se atinja a maturidade sexual e, posteriormente, essa energia passa a ser destinada para a reprodução em si (Taylor & Gabriel, 1992).

5.2. Fecundidade, volume dos ovos, investimento reprodutivo e fatores abióticos

Processa hemphilli apresentou menor fecundidade quando comparada com outras espécies da família como *Processa bermudensis* Rankin, 1900, *Processa riveroi* Manning & Chace, 1971 (Bauer, 1991) e *Nikoides schmitti* Manning & Chace, 1971 (Martínez-Mayén & Román-Contreras, 2015), por exemplo – o que pode estar relacionado às diferenças de tamanho entre estas espécies, já que *P. hemphilli* atinge tamanhos (CC mm) menores que os demais (Tabela 7).

Tabela 7: Tamanho e fecundidade de espécies da família Processidae. Dados obtidos a partir de ovos em estágio inicial de desenvolvimento.

Espécie	Número de indivíduos	CC (mm) (min-máx.)	Fecundidade (min-máx.)	Referencia
<i>Processa hemphilli</i>	28	3,26 - 5,23 mm	22 - 592	Presente estudo
<i>Processa bermudensis</i>	30	2,40 - 6,50 mm	39 - 753	Martínez-Mayén & Román-Contreras, 2013
<i>Processa riveroi</i>	24	4,6 - 6,0 mm	198 - 570	Bauer, 1991
<i>Nikoides schmitti</i>	31	5,1 - 7,3 mm	219 - 817	Martínez-Mayén, 2015

Mesmo com o tamanho diminuto dos indivíduos, as fêmeas de *P. hemphilli* apresentaram um alto número de ovos (em média, 258,4 ovos por fêmea) o que, provavelmente, está relacionado a condições favoráveis como a disponibilidade de alimento e temperatura e salinidade ideais para a reprodução. Apesar de não ocorrer correlação significativa entre a abundância dos indivíduos de nenhuma das classes demográficas com os fatores ambientais analisados, fêmeas com ovos foram mais

abundantes no verão, estação na qual a temperatura e a salinidade foram mais altas (Figura 6), seguindo o padrão observado em espécies tropicais e subtropicais, cuja reprodução é intensificada nos meses mais quentes (Asakura & Kikuchi, 1984).

Ao analisar separadamente as estações do ano em que ocorreram fêmeas ovígeras (outono e verão) não se pôde observar diferenças significativas no número e no volume dos ovos entre elas, apontando que não há grandes alterações no ambiente durante esses períodos, o que pôde ser confirmado através das análises dos fatores ambientais, pois os mesmos não apresentaram alterações significativas entre as estações do ano.

A correlação positiva entre o tamanho das fêmeas e o número de ovos evidencia que ambos aumentam proporcionalmente, característica própria de camarões carídeos, já que os mesmos incubam seus ovos no abdômen durante o desenvolvimento dos embriões (Bauer, 2004). No entanto, a ocorrência de fêmeas grandes portando ovos no estágio inicial, intermediário ou final de desenvolvimento em estações seguidas sugere que *P. hemphilli* tenha um curto ciclo reprodutivo (Alves *et al.*, 2019) necessitando, assim, realizar desovas sucessivas para otimizar seu período reprodutivo para deixar descendentes e realizar a manutenção da população.

Apesar de a maioria dos camarões carídeos não possuir estruturas de armazenamento de espermatozóides, há evidências de que algumas espécies da família Processidae apresentaram téllico fechado, estrutura utilizada para a fixação da espermateca (Descouturelle, 1971 in Bauer, 1986), permitindo que essas fêmeas tenham seus oócitos fertilizados em suas desovas sucessivas, mesmo na falta de indivíduos machos no momento dessas desovas. Porém, para confirmar a presença e função do téllico nesse grupo, são necessários estudos ultraestruturais e histológicos.

Com base nas informações da fecundidade (Figura 4), pôde-se constatar uma faixa de pontos distribuídos abaixo da linha de 100 ovos (eixo Y), ou seja, essas fêmeas, apesar

de apresentarem tamanhos diferentes entre si, possuem menos ovos do que a média e do que outras fêmeas de tamanhos similares. Essa evidência pode ser mais um indicativo de que *P. hemphilli* realize desova múltipla e, ao final do período reprodutivo e quando não têm seus oócitos fertilizados, apresentem poucos ovos e, provavelmente, não fecundados.

Tanto ao avaliar os indivíduos coletados como um todo, quanto ao avaliar as estações separadamente, observou-se um alto IR o que aponta um grande gasto energético da espécie para este fim, se comparado com o IR de outros camarões da infraordem Caridea, como *Periclimenes paivai* Chace, 1969, *Palaemon northropi* Rankin, 1898, e *Leander paulensis* Ortmann, 1897, por exemplo (Moraes *et al.*, 2017), provavelmente, por pelos indivíduos de *P. hemphilli* serem menores que os destas outras espécies.

O IR está diretamente relacionado ao esforço reprodutivo, já que se trata da energia que a fêmea designa para esse fim. Logo, por ser um camarão pequeno, o alto esforço reprodutivo pode estar relacionado a um curto ciclo de vida, características que convergem para a hipótese de que a espécie seja do tipo r-estrategista.

O tamanho mínimo das fêmeas ovígeras e o tipo de crescimento da segunda pleura abdominal – estrutura diretamente relacionada ao potencial reprodutivo – que as mesmas apresentam (alométrico positivo na fase juvenil e isométrico na fase adulta) indicam uma convergência da energia para a reprodução, com rápida maturação sexual afim de compensar uma possível vida útil relativamente curta (Clarke, 1979).

Apesar de não haver correlação entre a abundância dos indivíduos e os fatores ambientais, houve uma diferença significativa na abundancia entre a primavera e as demais estações, o que pode estar relacionado a fatores bióticos como deslocamento, exposição à predação por alterações na constituição do tapete de algas (Jacobucci & Leite, 2002).

Segundo estudos realizados com algas do gênero *Sargassum*, esses organismos apresentam variações sazonais em relação à sua densidade, o que pode influenciar na presença da fauna fital (Jacobucci & Leite, 2002). A diferença na abundância de *P. hemphilli* durante a primavera em relação às outras estações pode estar relacionada à essas variações no ambiente o que pode leva-los a se deslocar, além de outros fatores bióticos como a predação que pode ser diferente em cada estação.

Os resultados obtidos em estudos com *Sargassum* em Ubatuba apontaram uma maior densidade de algas do gênero no verão e início do outono e uma diminuição no inverno e primavera (Paula & Oliveira, 1980; Jacobucci & Leite, 2002), coincidindo com as estações de maior e menor abundância e também fecundidade de *P. hemphilli*. Portanto, pode-se supor que esses animais busquem esse tipo de micro-habitat a fim de obter refúgio ou mesmo alimento em seu período de reprodução.

De outro modo, a grande abundância da espécie neste local durante seu período reprodutivo – entre o verão e o outono – pode significar que o local de coleta seja uma área de desova por apresentar características benéficas para as larvas como a disponibilidade de alimentos. Além disso, apesar de a espécie apresentar grande tolerância a fatores como temperatura e salinidade, na primavera houve uma diminuição na temperatura, o que, mesmo estando dentro do suportado, pode não ser o ótimo ecológico, fazendo assim, com que a população migre para um local de temperatura mais alta nessa época do ano.

Outra hipótese para a ausência dos indivíduos na primavera é que *P. hemphilli*, assim como proposto anteriormente, apresente curto ciclo de vida, se reproduzindo intensamente no verão e no outono e, após liberar suas larvas no local propício para seu desenvolvimento, atingindo sua idade máxima e morrendo ao final do inverno e na primavera. Estudos realizados com outras espécies do gênero *Processa*, como *P. nouveli*

e *P. canaliculata* (Company & Sardá, 1999) apontaram que esses organismos apresentam uma longevidade de aproximadamente um ano, logo, seguindo o padrão dessas outras espécies, *P. hemphilli* estaria completando seu ciclo de vida no final do inverno, sobrando apenas indivíduos pequenos demais para serem capturados durante a primavera.

Quanto ao sedimento analisado no presente estudo, sua composição pode “facilitar” a presença dos indivíduos no local, já que alguns carídeos – assim como os do gênero *Processa* (Bauer, 1985; 2004) – apresentam o hábito de escavação e podem preferir certos tipos de sedimento, direcionando assim a distribuição de certas espécies (Pinn & Ansell, 1993). Logo, ao observar os resultados das análises do sedimento do presente estudo, pode-se concluir que a porcentagem de substrato de Classe C proporciona um ambiente mais atrativo para a espécie estudada, sendo este tipo de substrato mais fácil de manipular, já que a mesma provavelmente apresenta hábito de escavação.

5.3. Razão Sexual

Os resultados obtidos acerca da razão sexual de *P. hemphilli* apontam que a espécie adota o padrão “reverso” e podem estar relacionados ao tipo de sistema de acasalamento. Considerando a distribuição dos machos nas classes de tamanho (predominância dos mesmos nas menores classes de tamanho), pode-se concluir que *P. hemphilli* adote um sistema sexual de “pura busca”, no qual os machos menores são beneficiados por serem mais ágeis e, conseqüentemente, mais efetivos na busca por parceiras receptivas (Correa & Thiel, 2003b).

De acordo com os resultados obtidos (ver Figura 7), no momento em que as fêmeas atingem o tamanho de maturidade sexual funcional (3,26 mm CC), a presença dos machos nas classes de tamanho seguintes diminui, apontando assim que fêmeas copulam com machos menores. Esses, por sua vez, economizam energia que poderia ser destinada ao crescimento para desempenhar comportamentos de luta e defesa, utilizando-a para uma busca eficiente de parceiras consecutivas, aumentando assim a variabilidade genética e garantindo a manutenção da população (Correa & Thiel, 2003b).

A maneira como as categorias demográficas – machos e fêmeas – se distribuem em um determinado tempo e espaço é outro fator importante para determinar a razão sexual de uma população (Correa & Thiel, 2003a). Ao analisar a distribuição entre as estações comparadas, observou-se uma dominância de um dos sexos em cada estação – apesar de não haver diferença significativa – na razão sexual, o que pode estar relacionado a variações das condições ambientais como temperatura e salinidade, por exemplo. Esses dados também podem indicar mortalidade diferenciada, já que nas maiores classes de tamanho (de 4,0 a 5,5 mm CC) ocorreu uma drástica diminuição de indivíduos machos.

Nosso estudo mostrou que as fêmeas atingem tamanhos maiores, alcançam a maturidade sexual morfológica mais tarde e, provavelmente, vivem menos tempo que os machos. As análises de crescimento relativo, fecundidade, investimento reprodutivo e abundância dos indivíduos de cada sexo indicam estratégias específicas de alocação de energia por sexo (sex allocation). Assim, nossos resultados sugerem que aspectos fisiológicos específicos ao sexo são os motores para a manutenção da população estudada. Todas as informações aqui contidas são de grande importância pois fornecem as primeiras informações biológicas sobre a história de vida de *P. hemphilli*.

6. REFERÊNCIAS

- AB’SABER, A. N. 2001. Litoral do Brasil – Brazilian Coast. Metalivros, São Paulo, 286 p.
- ALMEIDA, A.O. & BEZERRA, L.E.A. 2011. *Nikoides schmitti* Manning & Chace, 1971 (Caridea: Processidae) in the South Atlantic Ocean, with an updated list and key for processid shrimps of Brazil. **Zootaxa**, 2864: 34-42.
- ALVES, D. F. R.; GRECO, L. S. L.; BARROS-ALVES, S. P.; HIROSE, G. L. 2019. Sexual system, reproductive cycle and embryonic development of the red-striped shrimp *Lysmata vittata*, an invader in the western Atlantic Ocean. **Plos One**, 14 (1): 0210723.
- ANTUNES, M., FRANSOZO, V.; CASTILHO, A. L.; COBO, V. J.; TEIXEIRA G. M.; FRANSOZO, A. 2014. Assessment of reproductive capacity in females of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Brachyura, Portunoidea) during a period of high reproductive activity. **Invertebrate Reproduction & Development**, 59: 9–16.
- 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, 7: 109 - 123.
- AZOFEIFA-SOLANO, J. C.; ELIZONDO-COTO, M.; WEHRTMANN, I. S. 2014. Reproductive biology of the sea anemone shrimp *Periclimenes rathbunae* (Caridea, Palaemonidae, Pontoniinae), from the Caribbean coast of Costa Rica. **ZooKeys**, 457: 211–225.
- BARROS-ALVES, S. P. *et al.* 2012. Biologia populacional do camarão *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1778) (Decapoda, Palaemonoidea) no Rio Grande no

noroeste do estado de Minas Gerais, Brasil. **Acta Limnologica brasiliensia**, 24 (3): 266-275.

BAUER, R.T. 1985. Diel and seasonal variation in species composition and abundance of the caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass meadows in northern Puerto Rico. **Bulletin of Marine Science**, 36: 150-162.

BAUER, R.T. 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. **Journal of Crustacean Biology**, 6: 313-325.

BAUER, R.T. 1991. Analysis of embryo production in a caridean shrimp guild inhabiting tropical seagrass meadows. **Crustacean Issues**, 7: 181-192.

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

BAUER, R. T. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the Carideans. Norman: University of Oklahoma Press, 282 pp.

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

BURONE, L.; MUNIZ, P.; PIRES-VANIN, A. M.; RODRIGUES, M. 2003. Spatial distribution of organic matter in the surface sediments of Ubatuba Bay (Southeastern – Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 75 (1): 77 – 90.

CARVALHO-BATISTA, A.; PANTALEÃO, J. A. F.; CASTILHO, A. L.; COSTA, R. C. 2019. The Cabo Frio upwelling overrides geographical patterns in the population dynamics of the shrimp *Artemesia longinaris* Spence Bate, 1888 (Decapoda: Penaeidae). **Marine Ecology**, 40 (2).

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**, 23 (2): 331 - 339.

CASTRO-FILHO, B.M.; MIRANDA, L.B.; MYAO, S.Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, 35 (2): 135-151.

CHARNOV E. L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton (NJ): Princeton University Press. 355 pages.

CHRISTOFFERSEN, M. L. 1979. Decapod Crustacea: Alpheoidea. Campagne de la Calypso au large des cotes atlantiques de l’Amerique du Sud (1961-1962). **Annales de L’Institut Oceanographique**, 55(36): 297-377.

CLARKE, A.; HOPKINS, C.C.E.; NILSEN, E. M. 1991. Egg size and reproductive output in the deep water prawn *Pandalus borealis* Kroyer, 1838. **Functional Ecology**, 5: 724-730.

CLARKE, A. 1993. Reproductive trade-off s in caridean shrimps. **Functional Ecology**, 7: 411 - 419.

COMPANY, J. B. & SARDÁ, F. 1999. Growth parameters of deep-water decapod crustaceans in the Northwestern Mediterranean Sea: a comparative approach. **Marine Biology**, 136: 79-90.

CORREA, C. & THIEL, M. 2003a. Population structure and operational sex ratio in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). **Journal of Crustacean Biology**, 23 (4): 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**, 76: 187 - 203.

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**, 60: 271 - 294.

COSTA T. M. & NEGREIROS-FRANSOZO M. L. 1998. The reproductive cycle of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. **Crustaceana**, 71: 615-627.

COSTA, R. C.; FRANSOZO, A.; FREIRE, F. A. M.; CASTILHO, A. L. 2007. Abundance and Ecological distribution of the “sete-barbas” shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Decapoda: Penaeoidea) in three bays of the Ubatuba region, south-eastern Brazil. **Gulf and Caribbean Research**, 19:33-41.

DE GRAVE, S. *et al.* 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. **Raffles Bulletin of Zoology**, 21: 1–109.

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**, 85 (9): 195 - 589.

DE LEO, F. C. & PIRES-VANIN, A. M. S. 2006. Benthic megafauna communities under the influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE shelf: A comparison between an upwelling and a non-upwelling ecosystem. **Journal Of Marine Systems**, 60 (3-4): 268-284.

FISHER, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. 2^a ed., Dover, 219p.

GONZÁLEZ-GURRIARÁN, E.; FERNÁNDEZ, L.; FREIRE, J.; R. MUIÑO. 1996. Reproductive biology of the spider crab *Maja squinado* (Decapoda, Majidae) based on the seminal receptacles. **International Council for the Exploration of the Sea**, 29: 1-17.

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

HARTNOLL, R. G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. **Crustaceana**. 34 (3): 281 - 293.

HATTORI, G. Y. & PINHEIRO, M. A. A. 2003. Fertilidade do caranguejo de mangue *Ucides cordatus* (Linnaeus) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 20 (2): 309 - 313.

HENDRICX, M.E. 2012. Distribution and abundance of the pelagic processid *Processa pippinae* Wicksten & Méndez, 1985 (Crustacea, Decapoda, Caridea, Processidae), collected during the TALUD XIV cruise in the Gulf of California, Mexico, and description of a new genus. **Crustaceana**, 85 (4-5): 463-472.

HERNÁNDEZ, P. & PALMA, S. 2003. Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). **Investigaciones Marinas**, 31(2): 35-46.

HÉRNANDEZ-AGUILERA, J. L. Familia Processidae. In: Arenas Fuentes, V. y J. L. Hernández Aguilera. 2000. Fauna carcinológica de México. Crustáceos estomatópodos y decápodos del Golfo de México. Río Bravo, Tamaulipas a Cabo atoché, Q.Roo. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. H022. México, D.F.

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

JACOBUCCI, G. B. & LEITE, F. P. P. 2002. Distribuição vertical e flutuação sazonal da macrofauna vágil associada a *Sargassum cymosum* C. Agardh, na praia do Lázaro, Ubatuba, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 19 (1): 87-100.

JEPPENSEN, E., *et al.* 2015. Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity. **Hydrobiologia**, 750: 201 – 227.

JONES M.B. & SIMONS M.J. (1983) Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab *Helice crassa* (Grapsidae). **Bulletin of Marine Science**, 33: 656–670.

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**, 1: 423 - 441.

KYOMO, J. 1988. A nalysis of the relationship between gonads and hepatopancreas in males and females of the crab *Sesarma intermedia*, with reference to resource use and reproduction . **Marine Biology**, 97: 87 - 93.

LARDIES M. A. & WEHRTMANN I.S. 1997. Egg production in *Betaeus emarginatus* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Alpheidae): fecundity, reproductive output and chemical composition of eggs. **Ophelia**, 46:165–174.

LEBOUR, M.V. 1941. Notes on Thalassinid and Processid larvæ (Crustacea Decapoda) from Bermuda). — **The Annals and Magazine of Natural History**, (11) 7: 401-420.

LEVITAN, D.R. 1996. Predicting optimal and unique egg free-spawning marine invertebrates. **American Naturalist**, 148 (1): 174-188.

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

MAC ARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. 224p

MAGLIOCCA, A. & KUTNER, A. S. 1965. Sedimentos do fundo da Enseada do Flamengo, Ubatuba, SP. **Contribuições do Instituto Oceanográfico**, 198: 1-15.

MANNING, R.B. & CHACE, F. A. 1971. Shrimps of the family Processidae from the northwestern Atlantic Ocean (Crustacea: Decapoda: Caridea). **Smithsonian Contributions Zoology**, 9: 1-41.

MANNING, R.B. 1991. *Processa vossi*, a new caridean shrimp from Florida (Crustacea: Decapoda: Processidae). **Bulletin of Marine Science**, 49(1-2), 552-557.

MANNING R.B. 1992. *Processa vossi*, a new caridean shrimp from Florida (Crustacea, Decapoda, Processidae). **Bulletin of Marine Science**, 49: 552-557.

MANTELATTO, F. L. M. & FRANSOZO, A. 1999. Characterization of the physical and chemical parameters of Ubatuba Bay, Northern Coast of São Paulo State, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, 59 (1): 23-31.

MARCIANO, A.; TROPEA, C.; LÓPEZ-GRECO, L. 2018. Effect of multiple spawning on female reproductive output and offspring quality in a freshwater caridean shrimp with direct development. **Invertebrate Biology**, X (x): 1-12.

MAROCHI, M. Z.; COSTA, M.; LEITE, R. D.; CRUZ, I. D. C. 2019. To grow or to reproduce? Sexual dimorphism and ontogenic allometry in two Sesamidae species (Crustacea: Brachyura). **Journal of the Marine Biological Association of The United Kingdom**, 99 (2): 473-486.

MARTÍNEZ-MAYÉN, M. & ROMÁN-CONTRERAS, R. 2015. Preliminary observations on fecundity of the processid shrimp *Nikoides schimitti* (Decapoda, Caridea) from Mexican Caribbean. **Invertebrate Reproduction & Development**, 59: 200-205.

MAYR, E. 1939. The sex ratio in wild birds. **The American Naturalist**, 73 (745): 156 - 177.

MEIRELES A.L.; VALENTI W.C.; MANTELATTO F. L. 2013. Reproductive variability of the Amazon River prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Caridea, Palaemonidae): influence of life cycle on egg production. **Latin American Journal of Aquatic Research**, 41: 718-731.

MEEHL G. A. *et al.* 2007. Global climate projections. In: Solomon S *et al.* (Eds), *Climate Change 2007: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press: Cambridge, p. 749-844.

MORAES, I. R. R.; WOLF, M. R.; GONÇALVES, G. R. L.; CASTILHO, A. L. 2017. Fecundity and reproductive output of the caridean shrimp *Periclimenes paivai* associated with scyphozoan jellyfish. **Invertebrate Reproduction & Development**.

MORAES-RIODADES P. M.C. & VALENTI W. C. 2002. Crescimento relativo do camarão canela *Macrobrachium amazonicum* (Heller) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) em viveiros. **Revista Brasileira de Zoologia**, 19 (4): 1169 – 1176.

OLIVEIRA, M. V.; COSTA-SOUZA, A. C.; MARIANO, R.; ALMEIDA, A. O. 2018. Fecundity, embryo size and embryo loss in the estuarine shrimp *Salmones carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Alpheidae) from a tidal mudflat in northeastern Brazil. **Papéis Avulsos da Zoologia**, 58.

PANDIAN, T. J. 1970. Ecophysiological studies on the developing eggs and embryos of the European lobster *Homarus gammarus*. **Marine Biology**, 5: 154–167.

PAULA, E. J. & OLIVEIRA FILHO, E. C. 1980. Aspectos fenológicos de duas populações de *Sargassum cymosum* (Phaeophyta – Fucales) do Litoral de São Paulo, Brasil. **Boletim de Botânica**, 8: 21-39.

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**, 60: 237 - 247.

PESCINELLI, R. A.; CAROSIA, M. F.; PANTALEÃO, J. A. F.; SIMÕES, S. M.; COSTA R. C. 2016. Population biology and size at the onset of sexual maturity of the amphidromous prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) in an urban river in southeastern Brazil. **Invertebrate Reproduction and Development**, 60: 254–262.

PESCINELLI, R.A.; DAVANSO, T. M.; COSTA, R. C. 2017. Social Monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea: Alpheidae) from the South-eastern coast of Brazil. **Journal Marine Biology**.

PINHEIRO, M. A. A. & FRANSOZO, A. 1995 Fecundidade de *Pachycheles haigae* (Rodrigues da Costa, 1960) (Crustacea: Anomura: Porcellanidae) em Ubatuba (SP), Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, 55 (4): 623-631.

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*, 22 (2): 416 - 428.

PINN, E. H. & ANSELL, A. D. 1993. The effect of particle size on the burying ability of the brown shrimp *Crangon crangon*. **Journal of Marine Biology**, 73: 365-377.

RASCH, J.A. & R.T. BAUER. 2015. Reproductive pattern and sexual system of the nocturnal seagrass shrimp *Ambidexter symmetricus* (Decapoda: Caridea: Processidae) in a Florida bay. **Marine & Freshwater Research**.

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**, 19 (3): 578-592.

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

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

SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman & Company, New York.

SUGUIU, K. 1973. Introdução à sedimentologia. Edgard Blucher/EDUSP, São Paulo, 1-34p.

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

TEROSSI, M. R., WEHRTMANN, I. S., MANTELATTO, F. L. 2010. Interpopulation comparison of reproduction of the Atlantic shrimp *Hippolyte obliquimanus* (Caridea: Hippolytidae). **Journal of Crustacean Biology**, 30: 571–579.

TEROSSI, M. *et al.* 2018. Checklist of decapods (Crustacea) from the coast of the São Paulo state (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: I. Infraorder Caridea: families Hippolytidae, Lysmatidae, Ogyrididae, Processidae and Thoridae. **Zootaxa**, 4370 (1): 76-94.

TUCKER, M. 1988. Techniques in sedimentology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 394 pp.

VERSLUIS, M.; SCHMITZ, B.; VON DER HEYDT, A.; LOHSE, D. 2000. How snapping shrimp snap: through cavitating bubbles. **Science**, 289: 2114-2117.

WENNER, A. M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. **The American Naturalist**, 106 (949): 321 – 350.

WICKSTEN, M. K. 1983. A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, México. Allan Hancock Monography. **Marine Dial**, 13: 1-59.

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