UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

GUIDOMAR OLIVEIRA SOLEDADE

Produção de ovos e aspectos do pareamento heterossexual em quatro camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)

ILHÉUS, BAHIA
2014

GUIDOMAR OLIVEIRA SOLEDADE

Produção de ovos e aspectos do pareamento heterossexual em quatro camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Zoologia Aplicada da Universidade Estadual de Santa Cruz, como cumprimento dos requisitos obrigatórios para obtenção do título de mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Oliveira Almeida.

ILHÉUS, BAHIA
2014

Aos meus pais, Guido e Marlene e à minha avó Helena (*in memoriam*) por me darem forças e sempre acreditarem que eu poderia alcançar meus objetivos, amo vocês.

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar a Deus e aos meus “Protetores”, por sempre me darem força, proteção, energia positiva e me guiarem da maneira correta.

Ao professor **Alexandre**, orientador e amigo, por todos os ensinamentos e transmissão de conhecimento, caráter e experiência de vida. Obrigado por contribuir na minha formação profissional e humana.

A toda a minha família, tios, tias, primos e primas, e em especial aos **meus pais**, por contribuírem bastante na minha formação como cidadão.

Ao meu tio **Eduardo**, por toda consideração e credibilidade depositada em mim. Pode ter certeza que foi também fundamental para a transposição de mais essa etapa na minha vida profissional.

A todos os meus colegas de turma, em especial a **Kalinka** e **Túlio**, pelos momentos de conversa, troca de experiências, conselhos e acima de tudo, pelos momentos de descontração.

Agradecimentos especiais à minha galera da turma MALACOSTRACA (**Gabi, Patricia, Sabrina, Everlin, Nara, Disraely, Milena, Aline, Lorena, Everton, Bob, Thalles, Mariane, Leiza e João Paulo**), que **sempre** estarão presentes. Obrigado pela enorme e significante contribuição na minha formação e por todo carinho e amor passado, muito obrigado!!!

A todo o pessoal do Laboratório de Zoologia de Invertebrados (**Patricia**, **Andressa**, **Aninha** e **Mário**). Todos vocês contribuíram enormemente, não apenas para este trabalho, mas acima de tudo para meu crescimento como pesquisador e especialmente como pessoa.

Agradeço também aos professores **Anibal Ramadan** e **Rodolfo Mariano**, membros da banca de qualificação, pelo imenso esforço empregado na avaliação

criteriosa deste texto. Sem dúvida, a contribuição de ambos foi muito significativa para o aprimoramento do texto até esta versão de dissertação.

Desde já agradeço também aos professores **Luis Ernesto Arruda Bezerra** e **Fernando Luis Medina Mantelatto** pela participação na banca de defesa desta dissertação e consequente contribuição a este trabalho.

Agradeço a CAPES – Coordenação para o Aperfeiçoamento de Pessoal a Nível Superior, pela concessão da bolsa de mestrado, à FAPESB – Fundação de Amparo da Pesquisa do estado da Bahia, pelo financiamento do projeto de pesquisa no qual está vinculado o presente estudo, e finalmente à UESC por toda estrutura física disponibilizada para realização da pesquisa.

Muito obrigado a todos!!!!!

Produção de ovos e aspectos do pareamento heterossexual em quatro camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)

Resumo

O objetivo deste estudo foi investigar a produção de ovos e aspectos do pareamento heterossexual em quatro espécies de camarões do gênero *Alpheus* na costa da Bahia, nordeste do Brasil. Espécimes de *A. angulosus*, *A. brasileiro*, *A. buckupi* e *A. carlae* foram coletados em 2012 e 2013 em Moreré (Ilha de Boipeba, Cairu) e Itacaré. Para o estudo de biologia reprodutiva, os ovos foram classificados quanto ao estágio de desenvolvimento (I – inicial; II – intermediário; III - final), quantificados e medidos. Fêmeas e massa de ovos foram desidratados e pesados para o cálculo do investimento reprodutivo. O volume dos ovos aumentou ao longo da incubação. A fecundidade foi maior em fêmeas carregando ovos em estágio I, embora em nenhuma espécie esta diferença de fecundidade entre estágios tenha sido significativa. A fecundidade foi positivamente correlacionada com o comprimento da carapaça (CC) na maioria das espécies, exceto em *A. carlae*. *Alpheus buckupi* apresentou ovos mais numerosos e menos volumosos em relação às demais espécies. Na análise envolvendo o pareamento, dimensões como CC e comprimento e largura do própodo (CP e LP, respectivamente) do primeiro par de quelípodos foram medidas. Por fim, foi verificada a existência de lateralidade no primeiro par de pereiópodos. Os resultados desta análise mostraram um padrão de pareamento muito similar entre as espécies. Houve alta correlação entre o CC dos espécimes pareados ($r > 0,9$). O CC médio não diferiu significativamente entre os sexos, ao passo que o quelípodo maior foi mais robusto nos machos. Não houve lateralidade em relação à posição do quelípodo maior em nenhuma das espécies. Em síntese, os resultados indicam que apesar de similaridades no pareamento, estes camarões usam estratégias distintas na reprodução. Enquanto *A. buckupi* investe em maior número de ovos, as demais espécies apresentam ovos menos numerosos e de maior volume. Por fim, o dimorfismo no quelípodo maior pode estar relacionado a diferentes funções dos parceiros. A escolha do parceiro não parece ter qualquer associação com a lateralidade.

Palavras-chave: Caridea. Reprodução. Volume dos ovos. Pareamento. Lateralidade.

Egg production and aspects of heterosexual pairing in four snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)

Abstract

The aim of this study was to investigate the egg production and aspects of heterosexual pairing in four species of shrimp of the genus *Alpheus* from the coast of Bahia, northeastern Brazil. Specimens of *A. angulosus*, *A. brasileiro*, *A. buckupi* and *A. carlae* were collected in 2012 and 2013 at Moreré (Boipeba Island, Cairu) and Itacaré. For the reproductive biology study, eggs were classified according to developmental stage (I - initial II - intermediate III - final), quantified and measured. Females and egg masses were dried and weighed to calculate the reproductive output. Egg volume increased throughout the incubation and the fecundity was higher in females carrying eggs in stage I, although this difference in fecundity between stages was not significant in any species. The fecundity was positively correlated with the carapace length (CC) in most species, except *A. carlae*. *Alpheus buckupi*, which showed more numerous and less bulky eggs compared to other species. In the analysis on heterosexual pairing, dimensions such as CC and length and width of the propodus (CP and LP, respectively) of the chelipeds of the first pair of pereiopods were measured. Finally, the existence of handedness in the first pair of pereiopods was verified. The analyses showed a very similar pairing pattern among species, with high CC correlation between paired specimens (r> 0.9). The mean CC did not differ significantly between the sexes, whereas the largest cheliped was more robust in males. There was no handedness regarding position of major chelipeds in either species. In summary, the results indicate that despite similarities in pairing, these shrimp use different reproductive strategies in play. While *A. buckupi* invests in larger numbers of eggs, in the other species the eggs are larger and less numerous . Finally, the dimorphism in major cheliped may be related to different functions of the partners. The choice of partner does not seem to have any association with handedness.

Keywords: Caridea. Reproduction. Egg volume. Pairing. Handedness.

Lista de Figuras

Introdução Geral

Figura 1. Padrão de coloração em pares monogâmicos e fêmeas ovígeras de quatro camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 analisados no presente estudo. (A-B) *Alpheus angulosus* MCCLURE, 2002. (C-D) *Alpheus brasileiro* ANKER, 2012. (E-F) *Alpheus buckupi* ALMEIDA, TEROSSI, ARAÚJO-SILVA & MANTELATTO, 2013. (G-H) *Alpheus carlae* ANKER, 2012.....4

Artigo Científico I

Figura 1. Mapa do estado da Bahia, nordeste do Brasil. Em destaque, recorte da porção central da costa da Bahia, mostrando as duas áreas de estudo (Moreré e Itacaré).....16

Figura 2. Amplitude e média de comprimento da carapaça de fêmeas de quatro espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 no litoral do estado da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013. **A.** Gráfico de medianas e amplitude total. **B.** Gráfico de média e desvio.....19

Figura 3. Correlação entre o comprimento da carapaça e a fecundidade em quatro espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 no litoral do estado da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013.....21

Artigo Científico II

Figura 1. Dimensões morfométricas obtidas para três espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 da costa da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013. **A.** Carapaça, vista lateral. **B.** Primeiro quelípodo maior, vista lateral. **C.** Primeiro quelípodo menor, vista mesial. CC = comprimento da carapaça; CP e LP = comprimento e largura do própodo, respectivamente.....40

Figura 2. Amplitude e mediana de tamanho da carapaça de pares heterossexuais de três espécies do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013.....41

Figura 3. Correlação do comprimento da carapaça entre machos e fêmeas em três espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013.....42

Figura 4. Relação entre o comprimento da carapaça e tamanho do própodo do primeiro par de quelípodos em três espécies do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 no litoral do estado da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013. Símbolos pretos e brancos correspondem a machos e fêmeas, respectivamente.....43

Lista de Tabelas

Artigo Científico I

Tabela 1. **.** Fecundidade (número de ovos), volume dos ovos em três estágios (I, II e III), investimento reprodutivo e percentual de incremento no volume dos ovos em quatro espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013. Letras diferentes = diferença significativa.....20

Tabela 2. Tamanho, fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo de camarões alfeídeos (CC = comprimento da carapaça; FEC = fecundidade; IR = investimento reprodutivo; VO = volume dos ovos).....24

Artigo Científico II

Tabela 1. Variação de tamanho e média de comprimento da carapaça em pares heterossexuais de três espécies do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013.....41

Tabela 2. Relação de crescimento entre o comprimento da carapaça e primeiros quelípodos de três camarões do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 no litoral do estado da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013. São mostrados os coeficientes de correlação linear (r) para ambos os sexos, e resultados dos testes ANCOVA para as curvas de crescimento e Kruskal-Wallis para diferença entre as médias [CC = comprimento da carapaça; CPM e LPM = comprimento e largura da quela maior, respectivamente; CPMe e LPMe = comprimento e largura da quela menor, respectivamente. Valores significativamente diferentes em negrito].....44

Tabela 3. Posição do quelípodo maior do primeiro par de pereiópodos em três espécies do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 no litoral do estado da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013. [D e E = direita e esquerda, respectivamente; coincidente = quelas maiores do par do mesmo lado; oposta = quelas maiores do par em lados opostos].....45

Sumário

Resumo.....vi
Abstract.....vii
1. Introdução Geral.....1
2. Objetivos.....6
   2.1. Objetivo Geral.....6
   2. 2. Objetivos Específicos.....6
3. Referências da Introdução Geral.....7
4. Artigo Científico I.....12
   4.1. **Produção de ovos em quatro espécies de camarão-de-estalo do gênero *Alpheus* na costa da Bahia, nordeste do Brasil, uma abordagem comparativa**.....12
   4.2. Resumo.....12
   4.3. Introdução.....13
   4.4. Material e Métodos.....15
   4.5. Resultados.....18
   4.6. Discussão.....22
   4.7. Referências.....28
5. Artigo Científico II.....35
   5.1. **Aspectos do pareamento heterossexual em três espécies de camarão-de-estalo do gênero *Alpheus* (Caridea: Alpheidae)**.....35
   5.2. Resumo.....35
   5.3. Introdução.....36
   5.4. Material e Métodos.....38
   5.5. Resultados.....40
   5.6. Discussão.....45
   5.7. Referências.....48
6. Anexo.....53
   6.1. Normas para submissão de manuscritos para a Revista **Invertebrate Biology**.....53

1. Introdução Geral

Com mais de 600 espécies, os camarões da família Alpheidae RAFINESQUE, 1815 representam atualmente a segunda maior família em número de espécies da infraordem Caridea DANA, 1852, ficando atrás apenas de Palaemonidae RAFINESQUE, 1815 (De Grave & Fransen, 2011). Estes camarões são encontrados nas regiões tropical e subtropical do mundo (Anker et al., 2006). Apesar da existência de algumas poucas espécies de água doce, é no ambiente estuarino e marinho onde se encontra a maior diversidade da família, distribuindo-se desde a zona entremarés até grandes profundidades (Chace, 1988; Anker et al., 2006).

Entre a família, o gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 apresenta a maior riqueza específica. O táxon inclui atualmente 297 espécies, apresentando a maior diversidade específica entre os camarões carídeos (De Grave & Fransen, 2011; Anker, 2012; Anker & De Grave, 2012; Almeida et al., 2013; Anker & Pachelle, 2013; Almeida et al., no prelo). Estes camarões, juntamente com as espécies do intimamente relacionado gênero *Synalpheus* SPENCE BATE, 1888 são comumente conhecidos como camarões-de-estalo. Esta denominação faz menção ao som de estalo gerado por um mecanismo existente nos dedos da quela maior do primeiro par de pereiópodos. Neste apêndice, o dedo móvel possui um dente que se encaixa perfeitamente numa depressão do dedo fixo. O fechamento rápido dos dedos gera, por cavitação, uma bolha de ar, que ao estourar provoca o som (Versluis et al., 2000; Lohse et al., 2001). Além do estalo, o mecanismo também gera um jato de água, que pode ser usado para captura de presas em espécies de maior tamanho (Versluis et al., 2000). A produção deste estalo também foi incorporada no repertório de comportamento agonístico (Nolan & Salmon, 1970), e pode ser usada em interações intra e interespecíficas.

O grupo é caracterizado não apenas por sua morfologia heterogênea, mas também pela grande diversificação ecológica. Além disso, são conhecidos por apresentar relações simbióticas com uma série de outros invertebrados marinhos (e.g., Castro, 1971; Knowlton & Keller, 1983; Anker et al., 2008), e até mesmo vertebrados (Karplus, 1987 - peixes gobiídeos). Camarões-de-estalo são comumente encontrados em pares heterossexuais no ambiente natural. Machos e fêmeas pareados constroem conjuntamente uma habitação encavada no substrato e a defendem ativamente de invasores furtivos (Nolan & Salmon, 1970). Acredita-se que estes pares apresentam durabilidade ao longo da vida (Mathews, 2002a). Estas características enquadram esta relação num sistema de acasalamento denominado monogamia (Correa & Thiel, 2003). Pouco ainda é conhecido sobre a reprodução do grupo. Em camarões carídeos, a transmissão de gametas se dá via cópula, onde o macho transfere o espermatóforo e o direciona até a abertura do poro genital da fêmea. Os ovos após serem eliminados pelas aberturas genitais são incubados no abdome da fêmea até a eclosão (Sastry, 1983; Bauer, 2004).

Parte da diversidade de espécies do gênero permanece ainda desconhecida. Evidências empíricas estimam que *Alpheus* possa abrigar cerca de 400 espécies (Anker, 2001). Recentemente, alguns estudos mostram a existência de inúmeras linhagens crípticas do ponto de vista taxonômico (e.g., Mathews, 2006; Mathews & Anker, 2009; Almeida et al., 2013). Esta diversidade críptica é gerada por um processo conhecido como especiação críptica (Knowlton, 1986). Este tipo de especiação consiste numa alta diversificação genética que não é expressa na mesma proporção na morfologia das linhagens. O resultado deste processo é a geração de espécies muito similares morfologicamente. *Alpheus armillatus* H. MILNE EDWARDS, 1937 é um dos maiores complexos do gênero *Alpheus*. Este atualmente inclui 11 espécies no Atlântico

Ocidental, sendo que apenas quatro são registradas para o litoral brasileiro, entre as quais, *Alpheus angulosus* MCCLURE, 2002, *A. brasileiro* ANKER, 2012 e *A. carlae* ANKER, 2012 (Anker, 2012; Soledade & Almeida, 2013), investigadas neste estudo. Camarões destas espécies são tipicamente encontrados na zona entremarés, vivendo preferencialmente embaixo de rochas soltas no substrato móvel (Anker, 2012). *Alpheus angulosus* distribui-se continuamente desde a Carolina do Norte até o Rio Grande do Sul. *Alpheus carlae* ocorre desde Flórida até o Brasil, tendo São Paulo como seu limite meridional de distribuição, enquanto que *A. brasileiro* é, até o momento, endêmico do Brasil (Ceará até Santa Catarina) (Anker, 2012; Soledade & Almeida 2013).

O outro alfeídeo alvo deste estudo é *A. buckupi* ALMEIDA, TEROSSI, ARAÚJO-SILVA & MANTELATTO, 2013. Este camarão apresenta uma distribuição anfiatlântica, ocorrendo no Atlântico Ocidental na Venezuela e Brasil (do Ceará até São Paulo). No Atlântico Oriental, até o momento, a espécie é registrada apenas em São Tomé e Príncipe (Almeida et al., 2013). Similaridades morfológicas apontam *A. buckupi* como um táxon críptico do complexo *Alpheus lobidens* DE HAAN, 1850 (Almeida et al., 2013).

Estas espécies são morfologicamente similares, mas podem ser facilmente separadas pelo padrão de coloração em vida. *Alpheus brasileiro* e *A. carlae* apresentam um padrão de coloração com bandas transversais, com listras que variam de marrom avermelhada, verde-oliva ou verde azulada. *Alpheus carlae* possui manchas esbranquiçadas na palma do quelípodo maior (Fig. 1G), ausentes em *A. brasileiro* (Fig. 1C). Outra diferença é a presença de manchas escuras nas regiões dorsolaterais do primeiro ao terceiro somitos abdominais, presentes apenas em *A. carlae* (Fig. 1G, H). Em contrapartida, *A. angulosus* e *A. buckupi* apresentam abdome não listrado, de coloração uniforme. Na primeira espécie a cor é mais próxima do verde oliva (Fig. 1A,

B), enquanto que em *A. buckupi* é verde amarronzada, sendo que nas fêmeas esta cor é comumente mais escura (Fig. 1E, F).

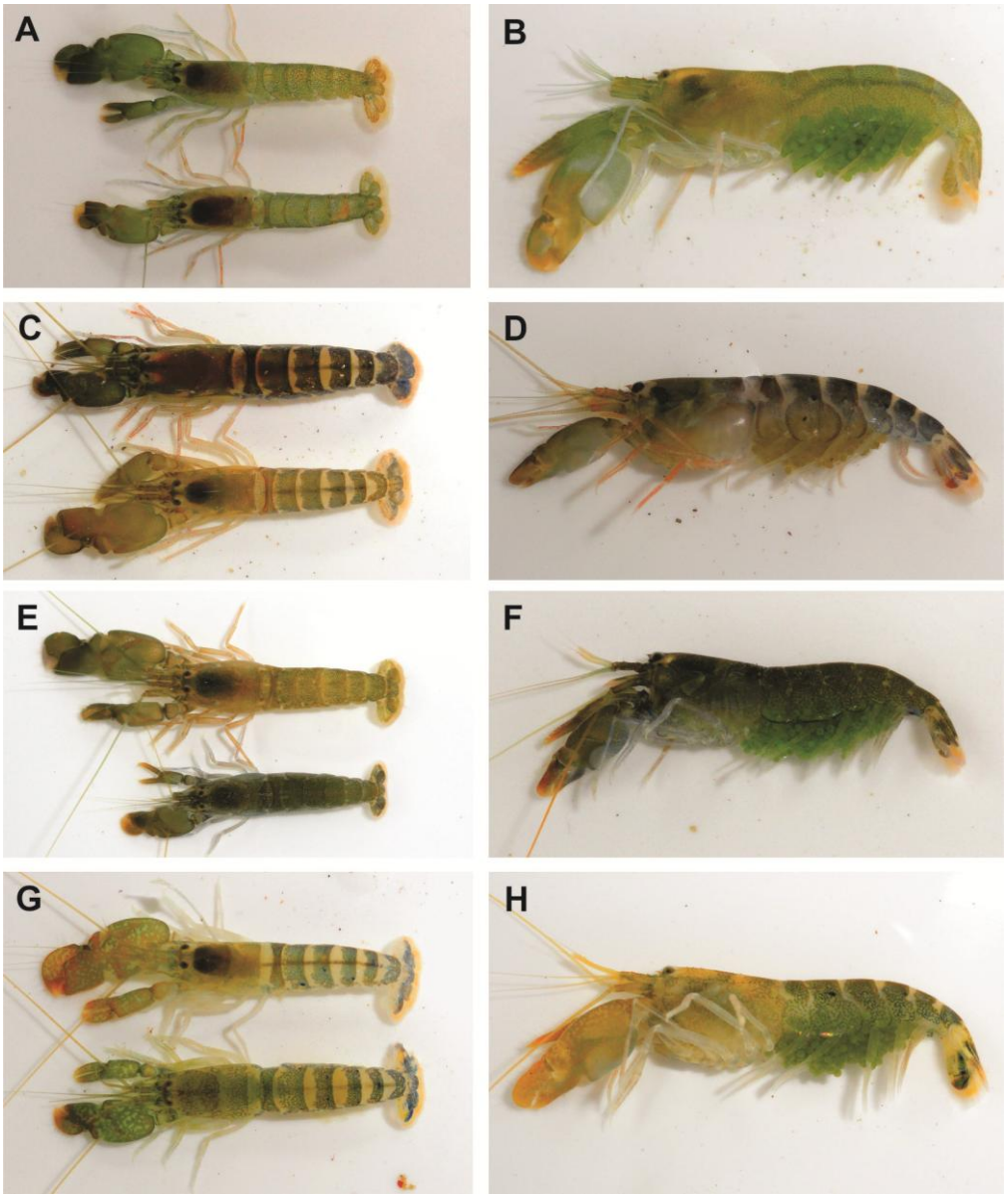

Fig. 1. Padrão de coloração em pares heterossexuais (A, C, E, G, vista dorsal) e fêmeas ovígeras (B, D, F, H, vista lateral) de quatro camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 analisados no presente estudo. (A-B) *Alpheus angulosus* MCCLURE, 2002. (C-D) *Alpheus brasileiro* ANKER, 2012. (E-F) *Alpheus buckupi* ALMEIDA, TEROSSI, ARAÚJO-SILVA & MANTELATTO, 2013. (G-H) *Alpheus carlae* ANKER, 2012.

Apesar de sua elevada diversidade de espécies na costa brasileira [33 espécies listadas (Soledade & Almeida, 2013; Almeida et al., 2014)] e da aparente abundância de algumas delas, poucos estudos têm sido realizados com espécies de *Alpheus* no país. Isto pode ser atribuído a um conjunto de peculiaridades do grupo. Uma delas é o próprio hábito críptico destes camarões, gerando dificuldade de acesso aos exemplares em campo. Outro fator muito relevante é a problemática taxonômica envolvendo os complexos de espécies. Não é surpreendente que grande parte do esforço de estudo nestes camarões se concentra em taxonomia. No Brasil, até o momento apenas cinco artigos enfatizando aspectos biológicos e ecológicos foram publicados (Mossolin et al. 2006; Pires et al. 2008; Pavanelli et al., 2008; 2010; Rodrigues et al., 2009). É importante ressaltar que, a maioria dos estudos foi realizada na costa sudeste do Brasil (São Paulo).

Aspectos biológicos das quatro espécies deste estudo são pouco conhecidos, mesmo fora do Brasil. Destas, *A. angulosus* tem sido alvo mais frequente de pesquisas. Este camarão foi previamente investigado com relação a aspectos da monogamia (Mathews, 2002a, b; 2003; 2007a) e fluxo genético entre populações (Mathews, et al., 2002; 2007b). *Alpheus carlae* foi alvo de dois estudos no Brasil (Mossolin et al. 2006,; Pavanelli et al., 2008, ambos como *A. armillatus*). Para as outras duas espécies recentemente descritas (*A. brasileiro* e *A. buckupi*) são apenas conhecidas notas ecológicas derivadas dos dados de coleta do material-tipo.

2. Objetivos

2.1.Objetivo Geral

Investigar aspectos relacionados à produção de ovos e pareamento heterossexual em espécies de *Alpheus* na costa da Bahia, nordeste do Brasil.

2.2. Objetivos Específicos

- ✓ Verificar diferenças de tamanho na maturidade individual feminina entre as espécies;
- ✓ Investigar a relação entre o tamanho das fêmeas e a fecundidade;
- ✓ Comparar as espécies quanto à fecundidade e volume dos ovos;
- ✓ Verificar diferenças no número e volume dos ovos entre os estágios de desenvolvimento;
- ✓ Calcular o investimento reprodutivo;
- ✓ Verificar existência de correlação de tamanho entre machos e fêmeas pareados;
- ✓ Comparar machos e fêmeas quanto à robustez do primeiro par de quelípodos;
- ✓ Checar a existência de lateralidade no quelípodo maior do primeiro par de pereiópodos entre os sexos e espécies.

3. Referências da Introdução Geral

Almeida AO, Terossi M, Araújo-Silva CL & Mantelatto FL 2013. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. Zootaxa 3652: 437-452.

Almeida AO, Terossi M & Mantelatto FL 2014. Morphology and DNA analyses reveal a new cryptic snapping shrimp of the *Alpheus heterochaelis* Say, 1818 (Decapoda: Alpheidae) species complex from the western Atlantic. *Zoosystema*, no prelo.

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). Raff. Bull. Zool. 49: 57-72.

_____ 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 3386:1-109.

_____, Ahyong ST, Noel PY & Palmer AR 2006. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. Evolution 60: 2507-2528.

_____ & De Grave S 2012. Description of *Alpheus cedrici* sp. n., a strikingly coloured snapping shrimp (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from Ascension Island, central Atlantic Ocean. ZooKeys 183: 1-15.

_____, Hurt C & Knowlton N 2008. Revision of the *Alpheus cristulifrons* species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Atlantic. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 88: 543-562.

_____ & Pachelle PPG 2013. Re-examination of the eastern Pacific and Atlântic

material of *Alpheus malleator* Dana, 1852, with the description of *Alpheus wonkimi* sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). Zootaxa 3637: 412-431.

Bauer RT 2004. Remarkable Shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans. University of Oklahoma Pres, Norman, 282 p.

Castro P 1971. The natantian shrimps (Crustacea, Decapoda) associated with invertebrates in Hawaii. Pac. Sci. 25: 395-403.

Chace Jr. FA 1988. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the *Albatross* Philippine Expedition, 1907-1910, Part 5: Family Alpheidae. Smithson. Contr. Zool. 466: 1-99.

Correa C & Thiel M 2003. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda : Caridea) and their avolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. Rev. Chil. de Hist. Nat. 76 : 187-203.

Dana JD 1852. Conspectus Crustaceorum &c. Conspectus of the Crustacea of the Exploring Expedition under Capt. C. Wilkes, U.S.N. Macroura. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1852: 10-29.

De Grave S & Fransen CHJM 2011. Carideorum Catalogus: The Recent Species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda). Zool. Med. Leiden 85: 195-588.

Fabricius JC 1798. Supplementum Entomologiae Systematicae 1-572. Hafniae, Proft et Storch.

Haan W de. Crustacea. P. i-xxxi, ix-xvi, 1-123, plates A-J, L-G, 1-55. In: P.F. Von Siebold, Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summum in India Batava Imperium Tenent, Suspesto, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus et Adumbrationibus Illustravit, Lugduni-Batavorum.

Karplus I 1987. The association between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps. Oceanog. and Mar. Biol. Ann. Rev. 25: 507-562.

Knowlton N 1986. Cryptic and sibling species among the decapod Crustacea. J. Crust. Biol. 6: 356-363.

_____ & Keller BD 1983. A new, sibling species of snapping shrimp associated with the Caribbean sea anemone *Bartholomea annulata*. Bull. Mar. Sci. 33: 353-362.

Lohse D, Schmitz B & Versluis M 2001. Snapping shrimp make flashing bubbles. Nature 413: 477-478.

Mathews LM 2002a. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio, or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulatus*)? Behav. Ecol. Sociobiol. 51: 426-432.

_____ 2002b. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. Anim. Behav. 63: 767-777.

_____ 2003. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: male snapping shrimp prefer to associate with high-value females. Behav. Ecol. 14: 63-67.

Mathews LM 2006. Cryptic biodiversity and phylogeographical patterns in a snapping shrimp species complex. Mol. Ecol. 15: 4049-4063.

_____ 2007a. Evidence for high rates of in-pair paternity in the socially monogamous snapping shrimp *Alpheus angulosus*. Aquatic Biol. 1: 55-62.

_____ 2007b. M. Evidence for restricted gene flow over small spatial scales in a marine snapping shrimp *Alpheus angulosus*. Mar. Biol. 152: 645-655.

Mathews LM & Anker A 2009. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae,

Alpheus armillatus). Mol. Phylogenet. Evol. 50: 268-281.

McClure M 2002. Revised nomenclature of *Alpheus angulatus* McClure, 1995 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 115: 368-370.

Milne Edwards H 1834-1840. Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. Librairie encyclopédique de Roret 1-468, 1-532, 1-638, 1-32.

Mossolin EC, Shimizu RM & Bueno SLS 2006. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, southeastern Brazil. J. Crust. Biol. 26: 48-54.

Nolan BA & Salmon 1970. The Behavior and Ecology of Snapping Shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochelis* and *Alpheus normanni*). Forma et Functio 2: 289-336.

Pavanelli CAM, Mossolin EC & 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. Invertebr. Reprod. Dev. 52: 123-130.

_____, Mossolin EC & 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). Anim. Biol. 60: 237-247.

Rafinesque CS 1815. Analyse de la Nature ou Tableau de l'Univers et des corps organisés. 1-224.

Rodrigues FMA, Lomônaco, C & Christoffersen ML 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. J. Crust. Biol. 29: 334-342.

Sastry AN 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Waterman TH, ed. The Biology of Crustacea. Environmental Adaptations, V. 8, pp. 179-270, Academic Press, New York.

Soledade GO & Almeida AO 2013. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. Nauplius 21: 89-122.

Spence Bate C 1888. Report on the Crustacea Macrura collected by the Challenger during the years 1873-76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. ”Challenger” during the years 1873-76, 24: 1-942.

Versluis M, Schmitz, B, von der Heydt A & Lohse D 2000. How Snapping Shrimp Snap: Through Cavitating Bubbles. Science 289: 2114-2117.

4. Artigo Científico I

Produção de ovos em quatro espécies de camarão-de-estalo do gênero *Alpheus* (Caridea: Alpheidae) na costa da Bahia, nordeste do Brasil: uma abordagem comparativa

Resumo. O objetivo deste estudo foi investigar aspectos da produção de ovos em quatro camarões do gênero *Alpheus* na costa da Bahia, nordeste do Brasil, tais como a fecundidade, o volume dos ovos e o investimento reprodutivo. Fêmeas ovígeras foram coletadas em duas localidades entre maio de 2012 e março de 2013 [Moreré (Cairu) e Itacaré]. Foi obtido um total de 116 fêmeas ovígeras, sendo 21 de *A. angulosus*, 11 de *A. brasileiro*, 47 de *A. buckupi* e 40 de *A. carlae*. O comprimento médio da carapaça (CC) das fêmeas ovígeras foi de 5,42 ± 0,56 mm em *A. angulosus*, 8,08 ± 0,86 mm em *A. brasileiro*, 9,40 ± 1,06 mm em *A. buckupi* e 8,56 ± 1,39 mm em *A. carlae*. A fecundidade foi positivamente correlacionada com o CC na maioria das espécies, exceto em *A. carlae*. *Alpheus buckupi* apresentou ovos mais numerosos e menores em relação às demais espécies. Os resultados apontam uma baixa perda de ovos ao longo do desenvolvimento. Por outro lado os valores de incremento no volume final dos ovos foram superiores a 80%, a exceção de *A. buckupi* (33%). Por fim, os valores de fecundidade (32,31 – 117,84 ovos) e investimento reprodutivo (0,04 – 0,05) calculados são inferiores em comparação a estudos prévios com congenéricos. As espécies investigadas parecem investir menos na produção de ovos, e entre outros fatores, isto pode estar relacionado ao menor tamanho corporal das fêmeas analisadas ou a adoção de uma estratégia de reprodução contínua.

Palavras-chave: Reprodução, investimento maternal, volume de ovos, complexo de espécies.

Entre os decápodos, a maior parte das pesquisas sobre biologia reprodutiva têm visado os caranguejos braquiúros (e.g. Litulo et al., 2005a, b; Bolaños et al., 2011), anomuros (e.g. Mantelatto et al., 2002; 2007; Miranda et al., 2006), e os camarões carídeos (e.g. Bauer, 1989; 1991; Corey & Reid, 1991; Mantelatto et al., 1999). Estes estudos têm avaliado aspectos como o desenvolvimento larval, características dos ovos, fecundidade e investimento reprodutivo. A estratégia reprodutiva varia amplamente entre os crustáceos (Hartnoll, 1985), sendo controlada pela interação de fatores intrínsecos (componente genético) e extrínsecos (componente ambiental). A produção de ovos apresenta variações dentro e fora do nível específico (Sastry, 1983), desta forma algumas pesquisas recentes buscaram avaliar tais variações interpopulacionais (Lardies & Wehrtmann, 2001; Lardies et al., 2008; Mantelatto et al., 2010; Wehrtmann et al., 2011).

Apesar da elevada riqueza específica e ampla distribuição geográfica abrangendo o Indo-Pacífico, Pacífico Leste e os dois lados do Atlântico, poucas espécies de camarões da família Alpheidae RAFINESQUE, 1815 tem sido estudadas sobre aspectos reprodutivos (e.g., Fernández-Muñoz & Garcia-Raso, 1987; Corey & Reid, 1991; Lardies & Wehrtmann, 1997; 2001; Mossolin et al., 2006; Lardies et al., 2008; Pavanelli et al., 2008; 2010; Harikrishnan et al., 2011). Os gêneros *Alpheus* FABRICIUS 1798, *Betaeus* DANA, 1852 e *Synalpheus* SPENCE BATE, 1888 até o momento são os únicos a terem espécies investigadas quanto à biologia reprodutiva.

Estudos envolvendo biologia de camarões alfeídeos na costa brasileira são escassos e foram direcionados ao gênero *Alpheus*. É interessante ressaltar que nenhum

estudo sobre biologia reprodutiva envolvendo populações da costa norte e nordeste do país foi publicado até o momento. A única exceção é a descrição de estágios larvais de *A. estuariensis* CHRISTOFFERSEN, 1984 na região amazônica (Pires et al., 2008). Mossolin et al. (2006) investigaram a estrutura populacional de *A. carlae* ANKER, 2012 (como *A. armillatus* H. MILNE EDWARDS, 1837) em São Sebastião, na costa de São Paulo. Posteriormente, aspectos reprodutivos foram estudados para esta mesma espécie e *A. nuttingi* (SCHMITT, 1924) na mesma localidade (Pavanelli et al., 2008; 2010). Estudos envolvendo populações de *Alpheus* spp. na região nordeste limitam-se aos desenvolvidos nos estados da Paraíba (Rodrigues et al., 2009) e Bahia (Souza, 2012).

Na maioria dos casos, estudos prévios com *Alpheus* no Brasil foram desenvolvidos em região subtropical. A plasticidade reprodutiva em decápodos pode ser influenciada por fatores locais, tais como temperatura, salinidade e, sobretudo, disponibilidade de alimento (Sastry, 1983). Outra questão importante é que estudos envolvendo abordagem comparativa de aspectos reprodutivos em espécies integrantes de complexos ainda são inexistentes em *Alpheus*. Três das espécies do presente estudo (*A. angulosus* MCCLURE, 2002, *A. brasileiro* ANKER, 2012 e *A. carlae*) são integrantes do complexo *A. armillatus* (Anker, 2012). A proximidade morfológica existente entre membros de complexos de espécies aumenta a dificuldade de separação dos táxons envolvidos. De fato, estes camarões apresentam grande similaridade morfológica, sobretudo com relação às fêmeas. Esta problemática envolve também a quarta espécie deste estudo, *A. buckupi*. Apesar de estar mais relacionada a outro complexo (*A. lobidens* DE HAAN, 1850) (Almeida et al., 2013), a distinção das fêmeas deste alfeídeo é dificultada, ao menos em relação a fêmeas de *A. angulosus*. Assim, uma pergunta que surge naturalmente é se as características reprodutivas destas espécies, tão semelhantes morfologicamente, também apresentam similaridade.

Diante do exposto, o objetivo deste estudo foi investigar, de forma comparativa, aspectos reprodutivos nas quatro espécies de camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* acima mencionadas, tais como fecundidade, investimento reprodutivo e tamanho dos ovos. O estudo foi realizado com populações da costa da Bahia, nordeste do Brasil, a fim de gerar conhecimento destes aspectos ainda pouco explorados nesta localidade de ocorrência.

Material e Métodos

O material utilizado neste estudo foi obtido durante quatro coletas realizadas entre maio de 2012 e março de 2013 em duas localidades da costa da Bahia, nordeste do Brasil [Moreré, Cairu (agosto de 2012 e maio de 2013) e Itacaré (julho de 2012 e março de 2013)]. (Fig. 1). Espécimes de *A. buckupi* e *A. carlae* foram coletados na localidade de Moreré, Ilha de Boipeba, município de Cairu (13°36’49,5’’S; 38°54’16,2’’W), sendo que para a segunda espécie foram realizadas coletas adicionais no município de Itacaré (14°16’31,4’’S; 38°59’14,5’’W). Indivíduos de *A. angulosus* e *A. brasileiro* foram capturados apenas nesta última localidade.

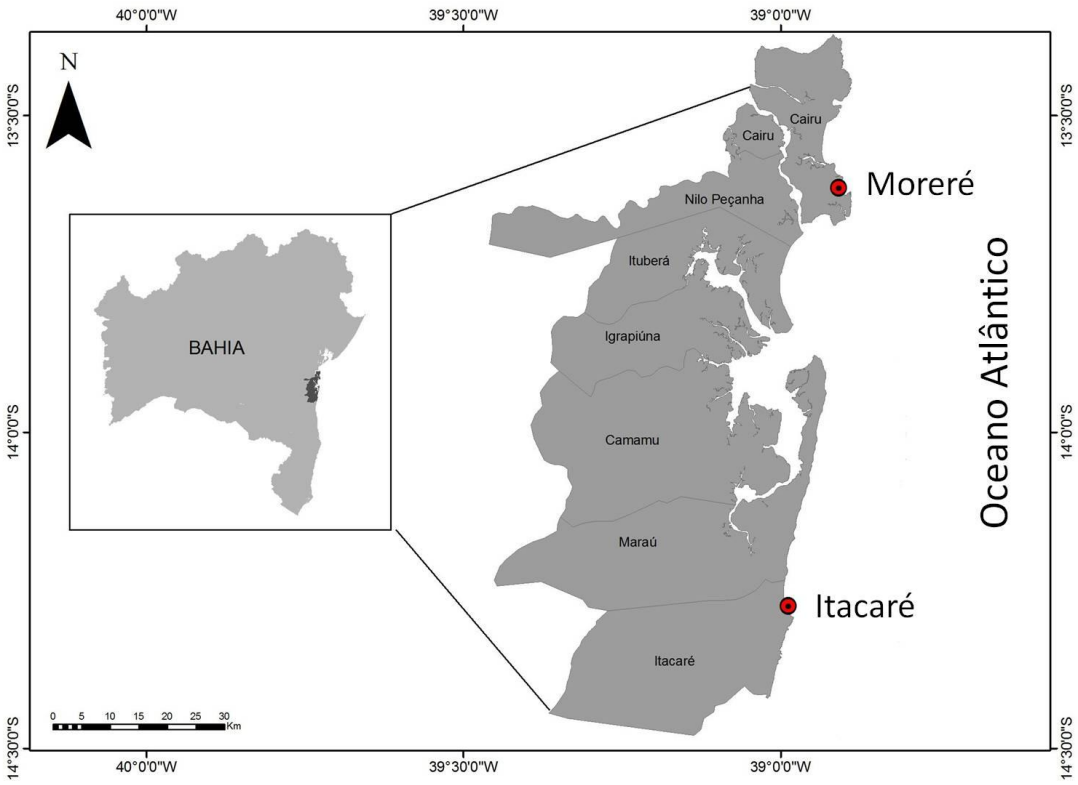

Fig. 1. Mapa do estado da Bahia, nordeste do Brasil. Em destaque, recorte da porção central da costa baiana, mostrando a localização das duas áreas de estudo (Moreré e Itacaré).

O procedimento de coleta consistiu na busca ativa dos camarões no substrato exposto durante as marés baixas de sizígia. Fêmeas ovígeras foram coletadas manualmente ou com uso de puçás em poças de maré e embaixo de rochas soltas sobre o substrato móvel. Os exemplares foram separados em sacos plásticos com água do ambiente. Este material foi acondicionado em caixa com gelo até ser levado ao laboratório. Estes camarões permaneceram congelados até o início das análises.

Em laboratório, cada fêmea teve seus ovos cuidadosamente retirados dos pleópodos com uso de pincel fino e pinças. Estes ovos foram quantificados em sua totalidade e classificados quanto ao estágio de desenvolvimento do embrião. A classificação adotada foi a proposta por Mossolin et al. (2006), onde são descritos os estágios inicial (I - sem evidência de olhos, e vitelo ocupando mais que 75% do volume

do ovo), intermediário (II - olhos pequenos e alongados e vitelo ocupando de 50 – 75% do volume do ovo) e final (III - olhos bem desenvolvidos e vitelo ocupando de 25 – 50% do volume do ovo). Fêmeas e ovos foram fotografados em microscópio estereoscópico com sistema de captura de imagem. Estas fotos foram usadas para obtenção do comprimento da carapaça (CC) e diâmetros maior e menor dos ovos com uso do programa Imaje J, 1.45s. O CC foi medido desde a extremidade do rostro até a margem posterior da carapaça. Fêmeas portando ovos em estágio inicial foram secadas juntamente com a massa de ovos em estufa a 50ºC até atingirem peso constante (48 horas para fêmeas e 24 horas para a massa de ovos). O material seco posteriormente foi pesado em balança analítica com quatro casas decimais de precisão (Mantelatto et al., 2002). Por fim, os espécimes que não foram desidratados foram conservados em álcool 70% e depositados na Coleção Carcinológica do Laboratório de Zoologia de Invertebrados da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.

A fecundidade e o volume médio dos ovos foram estimados nas quatro espécies, enquanto que o investimento reprodutivo (IR) apenas pôde ser calculado para *A. buckupi* e *A. carlae* devido ao baixo número amostral das demais espécies. A fecundidade foi calculada pelo número médio de ovos para cada população investigada. Para o cálculo do volume médio foram medidos os diâmetros maior e menor para 10 ovos de cada fêmea coletada [$v = {}^{1}/_{6} \times \pi \times (\mathrm{d1})^2 \times \mathrm{d2}$ (onde: d1e d2 correspondem aos diâmetros maior e menor, respectivamente)] (Bauer, 1991). Devido ao baixo número de fêmeas com ovos nos estágios II e III um número maior de ovos (máximo 25) por fêmea foi medido em alguns casos. O IR foi calculado pela razão entre o peso da massa de ovos e o peso da fêmea. Para o cálculo da fecundidade e do IR foram apenas usados ovos em estágio de desenvolvimento inicial. Variações na quantidade e volume dos ovos ao longo do desenvolvimento embrionário também foram verificadas.

Todos os dados foram testados quanto à normalidade através do teste Shapiro-Wilk. Procedimentos não-paramétricos foram adotados, uma vez que o conjunto de dados não atendeu aos critério da estatística paramétrica. Para todas as análises foi adotado o nível de significância de 95%. As amostras de diferentes períodos de coleta foram agrupadas por ausência de diferença estatística entre as mesmas (comparações através do teste Kruskal-Wallis). As diferenças entre as espécies para CC, fecundidade, volume do ovo e IR foram também testadas com o teste Kruskal-Wallis. A relação entre o CC e a fecundidade foi verificada pelo coeficiente de correlação de Spearman. O CC foi usado como variável preditora em todas as análises. Em todas as análises foi usado o nível de significância a 95% (Zar, 1996). Os procedimentos estatísticos foram realizados no programa PAST (PAleontological STatistics 2.16).

Resultados

Foi analisado um total de 116 fêmeas ovígeras. Os maiores números foram de *A. buckupi* (n=47) e *A. carlae* (n=40), seguidos de *A. angulosus* e *A. brasileiro* (n= 21 e 11, respectivamente). O CC médio das fêmeas ovígeras foi 5,42 ± 0,56 mm (4,78 – 7,02) em *A. angulosus*, 8,08 ± 0,86 mm (6,29 – 9,34) em *A. brasileiro*, 9,40 ± 1,06 mm (6,79 – 12,04) em *A. buckupi* e 8,56 ± 1,29 mm (6,69 – 12,1) em *A. carlae*. O tamanho médio das fêmeas diferiu significativamente, exceto entre *A. brasileiro* e *A. carlae* (Fig. 2).

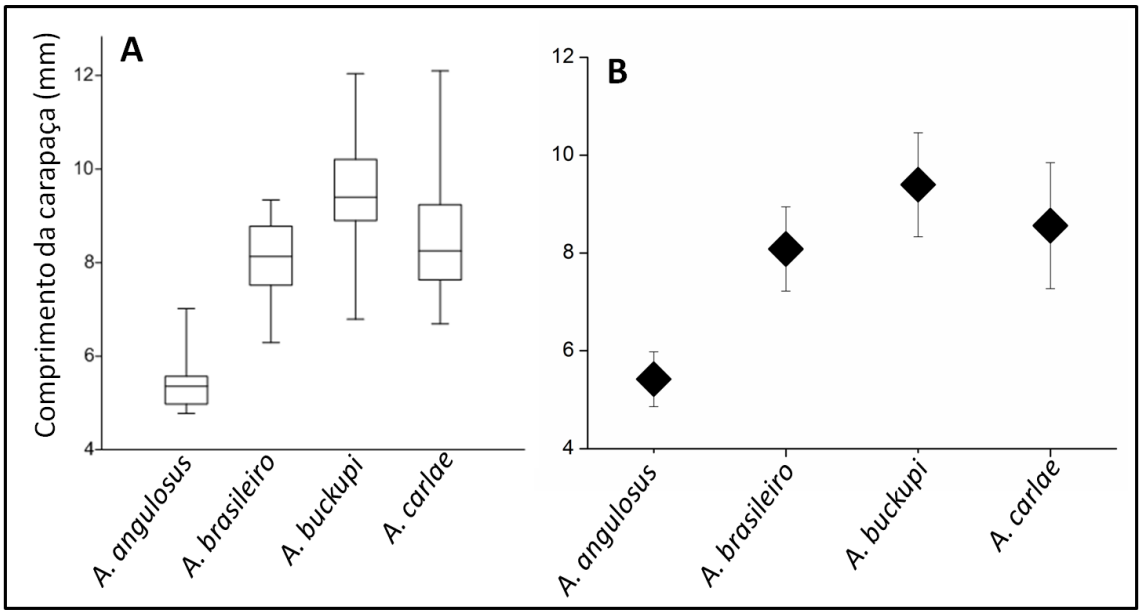

Fig. 2. Amplitude total e medianas (A) e médias de comprimento da carapaça e desvio padrão (B) de fêmeas de quatro espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013.

A fecundidade média variou de 28,4 ± 14,1 em *A. angulosus* até 128,3 ± 77,9 em *A. buckupi*. Em contrapartida o volume médio dos ovos foi menor em *A. buckupi* (0,10 ± 0,03 mm) quando comparado às demais espécies. As médias tanto para fecundidade quanto para volume dos ovos diferiram significativamente apenas entre *A. buckupi* e as demais espécies analisadas (ver Tabela 1).

Tabela 1. Fecundidade (número de ovos), volume dos ovos em três estágios (I, II e III), investimento reprodutivo e percentual de incremento no volume dos ovos em quatro espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013. Letras diferentes = diferença significativa.

	Número de ovos			**Volume dos ovos (mm^3)**				
	Média ± Desvio [n]			**Média ± Desvio [n]**				**Média ± Desvio [n]**
	I	**II**	**III**	**I**	**II**	**III**	**Incremento Total**	**IR**
A. angulosus	28,4 ± 14,1 [13] a	30 [1]	22,5 ± 12,6 [4] a	0,13 ± 0,02 [50] a	0,25 ± 0,03 [10] b	0,23 ± 0,06 [13] c	78%	-
A. brasileiro	38,9 ± 15,0 [11] a	-	33,2 ± 16,6 [4] a	0,13 ± 0,04 [68] a	-	0,37 ± 0,16 [42] c	176%	-
A. buckupi	128,3 ± 77,9 [29] b	113,7 ± 69,2 [4] b	113,3 ± 95,6 [11] b	0,10 ± 0,03 [287] c	0,13 ± 0,03 [30] d	0,13 ± 0,05 [100] d	33%	0,05 ± 0,06 [19] a
A. carlae	33,9 ± 17,5 [31] a	64 [1]	20 [1]	0,13 ± 0,03 [100] a	0,31 ± 0,04 [10] a	0,25 ± 0,15 [36] a	92%	0,04 ± 0,02 [8] a

No geral, a fecundidade apresentou tênue relação positiva com o tamanho das fêmeas. Na maioria dos casos a correlação obtida foi superior a 50% e significativa ($r > 0,5$; $p < 0,05$). A única exceção foi *A. carlae*, que apresentou correlação negativa entre o CC e o número de ovos. Contudo para esta espécie, a correlação obtida não foi significativa ($p > 0,05$) (Fig. 2).

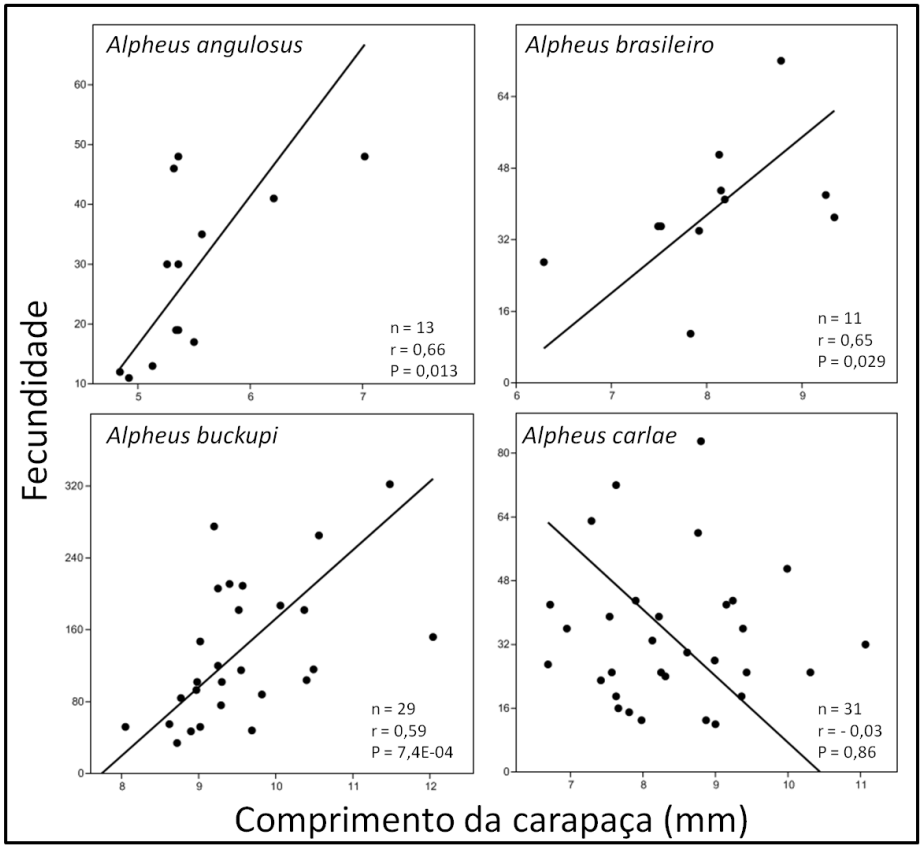

Fig. 3. Correlação entre o comprimento da carapaça e a fecundidade em quatro espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013.

Em todas as espécies o numero de ovos foi menor nos estágios de desenvolvimento II e III. Uma relação inversa foi observada com respeito ao volume dos ovos. Os estágios II e III apresentaram ovos em média mais volumosos que os do estágio I. A menor porcentagem de incremento no volume dos ovos foi observada em *A. buckupi* (33%). De modo geral, todos os estágios diferiram significativamente quanto ao volume dos ovos, enquanto que no número de ovos não houve diferença entre os estágios (Tabela 1). O investimento reprodutivo foi similar entre *A. buckupi* e *A. carlae* (0,05 ± 0,06 e 0,04 ± 0,02, respectivamente). As médias não diferiram significativamente (Tabela 1).

Discussão

Os traços reprodutivos investigados apresentaram variações nas quatro espécies analisadas. *Alpheus buckupi* parece ser a espécie que aposta maior investimento na produção de ovos, sendo sua fecundidade significativamente maior quando comparada às três espécies do complexo *A. armillatus*. Por sua vez, as espécies do complexo foram similares. Fêmeas ovígeras de *A. angulosus*, *A. brasileiro* e *A. carlae* obtiveram ovos em menor quantidade e de maior tamanho. Esta relação inversa entre fecundidade e tamanho do ovo parece ser padrão em camarões alfeídeos (Pavanelli et al., 2008; 2010; Harikrishnan et al., 2010).

A relação entre o CC e a fecundidade apenas não foi positiva em *A. carlae*, onde o coeficiente de correlação não foi significativo. Isto pode ter sido efeito da natureza de distribuição dos dados coletados. Nas demais espécies houve correlações positivas e significativas acima de 50%, corroborando o senso de que estas variáveis são diretamente correlacionadas. Além disso, as diferenças no número de ovos entre as espécies parecem estar acopladas às diferenças no CC. Ambas as variáveis seguiram um gradiente crescente que se inicia com *A. angulosus*, passando por *A. carlae* e *A. brasileiro* e culmina em *A. buckupi* (ver Fig. 2B e Tabela 1). Diferenças na fecundidade têm sido associadas ao tamanho médio das fêmeas. Pavanelli et al. (2010) usaram diferenças de tamanho para explicar a maior produção de ovos em *A. nuttingi* em relação à uma população simpátrica de *A. carlae* em São Paulo. No presente estudo as fêmeas de *A. buckupi* foram significativamente maiores que as fêmeas das outras três espécies. Este maior tamanho pode conferir a estas fêmeas um maior potencial reprodutivo.

As espécies analisadas apresentaram baixos valores de fecundidade com relação a dados de estudos prévios com *Alpheus* spp. (Tabela 2). Mesmo o maior número de ovos, encontrado em *A. buckupi* (117, 84 ± 81,02 ovos) está aquém dos valores encontrados em outras espécies congenéricas. O tamanho das fêmeas pode ser o principal fator envolvido aqui. Quando o CC médio calculado neste estudo é comparado com dados da literatura nota-se um reduzido tamanho das fêmeas das quatro espécies analisadas (Tabela 2). As fecundidades verificadas são superiores apenas quando comparadas com aquelas para alfeídeos de menor tamanho corporal (Tabela 2). Espécies do gênero *Synalpheus* estudadas até o momento apresentam poucos ovos e de maior tamanho em relação a gêneros que incluem espécies de maior tamanho (e.g. *Alpheus* e *Betaeus*). Observações a partir de populações de outros gêneros de pequeno tamanho corporal na costa da Bahia também sugerem baixas fecundidades [*Salmoneus carvachoi* ANKER, 2007; *Potamalpheops* n. sp. (G.O. Soledade, obs. pess.)]. Em camarões carídeos, cujos ovos são incubados sob o abdome, o maior tamanho corporal aumenta a capacidade de retenção destes ovos (Bauer, 1991). Este argumento suporta a ideia de que fêmeas maiores podem apresentar maior potencial reprodutivo quando comparadas às de menor tamanho.

A fecundidade e investimento reprodutivo calculados para uma população de *A. carlae* no sudeste do Brasil (Pavanelli et al., 2008) são superiores aos valores encontrados para as populações de *A. carlae* deste estudo. Isto mostra que fatores latitudinais também podem explicar o baixo potencial reprodutivo das populações analisadas. Com algumas exceções, o potencial reprodutivo tende a diminuir nas menores latitudes (ver Tabela 2). Um padrão comum em Alpheidae é que espécies de latitudes menores tendem a se reproduzir continuamente ao longo do ano [e.g. *Alpheus normanni* (Bauer, 1989)], diferentemente do que ocorre em altas latitudes onde

predominam espécies com reprodução tipicamente sazonal [e.g. *Synalpheus fritzmuelleri* COUTIÈRE, 1909 e *S. apioceros* COUTIÈRE, 1909 (Felder, 1982)]. Outro grupo de espécies apresenta reprodução contínua, mas com picos em determinadas épocas [e.g. *A. carlae* (Mossolin et al., 2006), *Synalpheus longicarpus* (HERRICK, 1891), *S. brooksi* COUTIÈRE, 1909 e *S. pectiniger* COUTIÈRE, 1907 (Erdman & Blake, 1987)]. Devido ao custo energético, espécies que se reproduzem continuamente tendem a apresentar menor potencial por evento reprodutivo. Desta forma, nos quatro camarões estudados a taxa reprodutiva deve apresentar valores baixos, ao longo de muitos eventos durante o ano.

Tabela 2. Tamanho, fecundidade, volume dos ovos e investimento reprodutivo de camarões alfeídeos (CC = comprimento da carapaça; FEC = fecundidade; IR = investimento reprodutivo; VO = volume dos ovos).

	N	**CC**		**FEC**		**VO***	**IR**	**Localidade**	**Referência**
		Min.	**Max.**	**Min.**	**Max.**				
Alpheus dentipes GUÉRIN, 1832	-			-	836	-	-	Málaga, Espanha	Fernández-Muñoz & Garcia-Raso (1987)
Alpheus armillatus	4	7,4	8,8	145	504	0,18	-	Flórida, EUA	Corey & Reid (1991)
Alpheus heterochaelis SAY, 1818	5	10,0	13,4	133	336	0,91	-	Flórida, EUA	Corey & Reid (1991)
Alpheus normanni	7	10,0	17,4	68	584	0,09	-	Flórida, EUA	Corey & Reid (1991)
Alpheus normanni KINGSLEY, 1878	35	4,1	7,4	-	-	0,03	-	Porto Rico	Bauer (1991)
Alpheus saxidomus HOLTHUIS, 1980	5	10,1	17,4	-	-	0,25	0,44	Costa Rica	Wehrtmann & Graeve (1998)
Alpheus euphrosyne euphrosyne DE MAN, 1897	41	11,0	19,2	141	1553	0,004	0,18	Cochin, Índia	Harikrishnan et al. (2010)
Alpheus angulosus	11	4,78	7,02	9	48	0,13	-	Bahia, Brasil	Presente estudo
Alpheus brasileiro	6	6,29	9,34	27	43	0,13	-	Bahia, Brasil	Presente estudo
Alpheus buckupi	47	6,79	12,04	32	322	0,10	0,06	Bahia, Brasil	Presente estudo
Alpheus carlae	31	6,69	12,1	12	83	0,13	0,04	Bahia, Brasil	Presente estudo
Alpheus estuariensis	46	7,5	12,2	33	443	0,11	-	Bahia, Brasil	Souza (2012)

Alpheus carlae (como *A. armillatus*)	31	7,7	14,1	42	1979	0,10	0,12	São Paulo, Brasil	Pavanelli et al. (2008)
Alpheus nuttingi	27	11,0	18,6	949	4222	0,09	0,07	São Paulo, Brasil	Pavanelli et al. (2010)
Betaeus truncatus DANA, 1852	25	5,3	11,7	-	1067	0,06	0,07	Guanaquero, Chile	Lardies & Wehrtmann (2001)
Betaeus truncatus	19	-	8,9	-	498	0,09	0,13	Metri, Chile	Lardies & Wehrtmann (2001)
Betaeus emarginatus (H. MILNE EDWARDS, 1837)	38	9,0	16,3	94	615	0,21	0.09	Valdivia, Chile	Lardies & Wehrtmann (1997)
Betaeus truncatus	57	6,54	-	-	731	0,10	0.18	Putemún, Chile	Lardies & Wehrtmann (2001)
Synalpheus brooksi	10	3,4	4,5	3	11	0,50	-	Flórida, EUA	Corey & Reid (1991)
Synalpheus fritzmuelleri	13	3,8	6,5	39	484	0,09	-	Flórida, EUA	Corey & Reid (1991)
Synalpheus herricki COUTIÈRE, 1909	4	3,5	5,1	11	81	0,22	-	Flórida, EUA	Corey & Reid (1991)
Synalpheus longicarpus (HERRICK, 1891)	21	5,5	8,0	27	349	0,17	-	Flórida, EUA	Corey & Reid (1991)
Synalpheus pectiniger	31	3,5	4,6	4	17	0,75	-	Flórida, EUA	Corey & Reid (1991)
Synalpheus agelas PEQUEGNAT & HEARD, 1979	5	4,2	5,6	16	65	0,27	-	Golfo do México	Corey & Reid (1991)

A perda de ovos durante o período de incubação parece não ocorrer de forma intensa nas espécies estudadas. Para camarões carídeos os percentuais de perda podem ser superiores a 30% (Corey & Reid, 1991; Lardies & Wehrtmann, 1997). Entretanto, no presente estudo, esta perda de ovos de modo geral parece não ter sido significativa. Fatores comportamentais, tais como interações agonísticas, sejam intraespecíficas ou em eventos de fuga de predação, podem contribuir para a perda de ovos. Contudo, o próprio hábito críptico de camarões alfeídeos, bem como sua vida em pares

heterossexuais pode diminuir a intensidade destes fatores. Assim como discutido por Pavanelli et al. (2010), o hábito críptico e a presença do macho são fatores que podem estar atuando no sentido de maximizar o cuidado parental com os ovos incubados pela fêmea, diminuindo a perdas.

Nas quatro espécies estudadas, os ovos diferiram substancialmente em volume e forma ao longo do desenvolvimento. Com exceção de *A. buckupi*, o incremento total no volume foi próximo ou mesmo superior a 100% do volume inicial. Este percentual é superior ao encontrado em *A. carlae* e *A. nuttingi*, em populações do sudeste do Brasil (Pavanelli et al., 2008; 2010). Contudo, em outros alfeídeos, os percentuais de incremento final ainda são superiores [acima de 200% (Lardies & Wehrtmann, 1997; 2001)] aos obtidos no presente estudo. A principal responsável por este incremento é a absorção de água pelos ovos ao longo do período de incubação (Lardies & Wehrtmann, 1997). Além disso, os ovos adquiriram um formato mais oval, sobretudo no estágio III, contrastando com o formato mais arredondado do estágio I. Estas modificações no formato dos ovos também vêm sendo relatadas no grupo e são comuns em decápodos (Pavanelli et al., 2008; 2010).

O IR calculado no presente estudo em *A. buckupi* e *A. carlae* (ambos com cerca de 5% da massa corporal) é baixo quando comparado com outros alfeídeos (Tabela 2). Os alfeídeos anteriormente estudados apresentaram valores em torno de 10% (ver Tabela 2). Como previamente discutido na literatura, o investimento reprodutivo parece seguir um gradiente crescente em direção às altas latitudes. Resultados de estudos interpopulacionais comparativos em *Betaeus* spp. na costa chilena sugerem a existência deste gradiente (Lardies & Wehrtmann, 2001; Lardies et al., 2008). Os resultados, sumarizados na tabela 2, apontam a existência deste padrão também no nível

interespecífico em alfeídeos. Os menores valores observados neste estudo em *A. buckupi* e *A. carlae* podem estar relacionados a fatores latitudinais.

A partir dos resultados apresentados, conclui-se que as espécies avaliadas apresentam diferenças quanto à produção de ovos. Enquanto *A. buckupi* investe mais no número de ovos, as outras três espécies apresentam baixos valores de fecundidade, e ovos mais volumosos em relação à primeira. Estas três espécies, pertencentes ao complexo *A. armillatus* (*A. angulosus*, *A. brasileiro* e *A. carlae*), não diferiram quanto ao número e o volume dos ovos. Todavia, aspectos como as taxas de perda e incremento no volume dos ovos ao longo da incubação são similares entre estes alfeídeos. Também se conclui que nestas populações as fêmeas investem pouco na reprodução quando comparadas com populações estudadas para maiores latitudes. Por fim, o reduzido tamanho das fêmeas pode ter relação com os baixos valores de fecundidade encontrados.

Agradecimentos. Agradeço à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) (APP 0035/2011) e à Universidade Estadual de Santa Cruz (00220.1100.1065) pelo financiamento do projeto “Biologia e Ecologia de Camarões da Família Alpheidae (Crustacea: Decapoda: Caridea)”. Agradeço igualmente à Coordenação de Aperfeiçoamento de pessoal a Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado. E finalmente, ao colega Mário V. Oliveira pela ajuda nos trabalhos de campo.

Referências

Almeida AO, Terossi M, Araújo-Silva CL & Mantelatto FL 2013. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantc snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. Zootaxa 3652: 437-452.

Anker A 2007. New species and records of alpheid shrimps, genera *Salmoneus* Holthuis and *Parabetaeus Coutière*, from the tropical western Atlantic (Decapoda, Caridea). Zootaxa 1653: 21-39.

_____ 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 3386: 1-109.

Bauer RT 1989. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 127: 175-187.

_____ 1991. Analysis of embryo production in a caridean shrimp guild from a tropical seagrass meadow. In: Crustacean egg production, Crustacean Issues. Wenner A & Kuris A, eds. pp. 181-191, Balkema Press, Rotterdam.

Bolaños JA, Baeza JA, Hernandez JE, Lira C & López R 2011. Population dynamics and reproductive output of the non-indigenous crab *Charybdis hellerii* in the south-eastern Caribbean Sea. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 92: 469-474.

Christoffersen ML 1984. The Western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea, Caridea) with the description of a new species. Pap. Avul. de Zool. 35: 189-208.

Corey S & Reid DM 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans. I. The

fecundity of thirthy-three species of nine families of caridean shimp. Crustaceana 60: 270-294.

Coutière H 1907. Sur la presence de males em exces chez deux espèces de Synalphées. Comptes Rendus hebdomadaires dês Séances et Mémoires de La Société de Biologie 62: 610-612.

_____ 1909. The American species of snapping shrimps of the genus *Synalpheus*. Proc. U. S. Natl. Mus. 36: 1-93.

Dana JD 1852. Conspectus Crustaceorum &c. Conspectus of the Crustacea of the Exploring Expedition under Capt. C. Wilkes, U.S.N. Macroura. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1852: 10-29.

Erdman RB & Blake NJ 1987. Population dynamics of the sponge-dwelling alpheid *Synalpheus longicapus*, with observations on *S. brooksi* and *S. pectiniger*, in shallow-water assemblages of the eastern Gulf of Mexico. J. Crust. Biol. 7: 328-337.

Fabricius JC 1798. Supplementum Entomologiae Systematicae: 1-572. Hafniae, Proft et Storch.

Felder DL 1982. Reproduction of the snapping shrimps *Synalpheus fritzmuelleri* and *S. apioceros* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) on a sublittoral reef off Texas. J. Crust. Biol. 2: 535-543.

Fernandéz-Muñoz R & Garcia-Raso JE 1987. Study of a population of *Alpheus dentipes* Guerin, 1832 from calcareous bottoms in the Southern Spain. Invest. Pesq. 51: 343-359.

Guérin FE 1832. I. Classe. Crustacés, arachnids et Insectes. In: Voyage autour du monde, execute par Ordre du Roi, sur la Corvette de sa majesté, La Coquille, pendant les années 1822, 1823 1824 et 1825. Duperry LI, pp. 1-47.

Haan W de 1833-1850. Crustacea. In: von Siebold, P.F., Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summum in India Batava Imperium Tenent, Suspecto, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus et Adumbrationibus Ilustravit: i-xxxi, ix-xvi, 1-243, Plates A-J, L-Q, 1-55. Lugduni-Batavorum.

Harikrishnan M, Unnikrishnan U, Maju MS, Greeshma ARR & Kurup BM 2011. Size at sexual maturity, egg number and reproductive output of the snapping shrimp *Alpheus euphrosyne euphrosyne* De Man, 1897. Invert. Reproduct. Dev. 54: 195-202.

Hartnoll RG 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Crustacean Issues, 3: factors in adult growth. Wenner A, ed., pp. 101-128, The Netherlands, Balkema Publishers.

Herrick FH 1891. *Alpheus*: a study in the development of Crustacea. In: The embryology and metamorphosis of the Macroura. Brioks WK & Herrick FH, 5: pp. 370-463, Memoirs of the National Academy of Sciences, Washington.

Holthuis LB 1955. The recent genera of the caridean and stenopodidean shrimps (Class Crustacea, order Decapoda, supersection Natantia) with keys for their determination. Zool. Verh. 26: 1-157.

_____ 1980. *Alpheus saxidomus* new species, a rock boring snapping shrimp from the Pacific coast of Costa Rica, with notes on *Alpheus simus* Guérin-Méneville, 1856. Zool. Med. Linean 55: 47-58.

Kingsley JS 1878. A synopsis of the North American species of the genus *Alpheus*. Bull. U. S. Geol. Geogr. Surv. 4: 189-199.

Lardies M , Medina MH & Correa JA 2008. Intraspecific biogeographc pattern breakage in the snapping shrimp *Betaeus emarginatus* caused by coastal copper mine tailings. Mar. Ecol. Prog. Ser. 358: 203-210.

_____, Rojas JR & Wehrtmann IS 1998. Breeding biology of the snapping shrimp *Betaeus emarginatus* inhabiting a rock pool environment in Central-Southern Chile. Ophelia 49: 221-231.

_____ & Wehrtmann IS 1997. Egg production in *Betaeus emarginatus* (H. milne Edwards, 1837) (Decapoda: Alpheidae): fecundity, reproductive out-put and chemical composition of eggs. Ophelia 46: 165-174.

_____ & Wehrtmann IS 2001. Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncates* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast. Ophelia 55: 55-67.

Litulo C , Macia A & Mantelatto FL 2005a. Fecundity and sexual maturity of the crab *Macrophtalmus depressus* (Brachyura: Ocypodidae) from Inhaca Island, Mozambique. Afr. J. Aquat. Sci. 30: 179-183.

_____ , Mahanjane Y & Mantelatto FL 2005b. Population biology and breeding period of the sand-bubbler crab *Dotilla fenestrate* (Brachyura: Ocypodidae) from Southern Mozambique. Aquat. Ecol. 39: 305-313.

Man JG de 1897. Bericht über die von Herrn Schiffscapitän Storm zu Atjeh, an den westlichen Küsten von Malakka, Borneo und Celebes sowie in der Java-See gesammelten Decapoden und Stomatopoden. Fünfter Theil. Zoologische Jahrbücher. Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere 9: 725-790.

Mantelatto FLM, Alarcon VF & Garcia RB 2002. Egg production strategies of the tropical hermit crab *Paguristes tortugae* from Brazil. J. Crust. Biol. 22: 390-397.

_____, Faria FCR, Iossi CL & Biagi R 2007. Population and reproductive features of the western Atlantic hermit crab *Pagurus criniticornis* (Anomura, Paguridae) from Anchieta Island, southeastern Brazil. Iheringia Sér. Zool. 97: 314-320.

_____, Fernandes-Góes LC, Fantucci MZ, Biagi R, Pardo LM & Góes JM 2010. A comparative study of population traits between two South American populations of the striped-legged hermit crab *Clibanarius vittatus*. Acta Oecol. 36: 10-15.

_____, Martinelli JM & Garcia RB 1999. Fecundity of *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from the Ubatuba region, Brazil. Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress 1: 691-700.

McClure M 2002. Revised nomenclature of *Alpheus angulatus* McClure, 1995 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 115: 368-370.

Milne Edwards H 1834-1840. Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux: 1-468, 1-532, 1-638, 1-32. Librairie encyclopédique de Roret, Paris.

Miranda I, Meireles AL, Biagi R & Mantelatto FL 2006. Is the abundance of the red brocade hermit crab *Dardanus insignis* (Decapoda: Anomura: Diogenidae) in the infralitoral region of southern Brazil determined by reproductive potential? Crust. Res. 6: 45-55.

Mossolin EC, Shimizu RM & Bueno SLS 2006. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, southeastern Brazil. J. Crust. Biol. 26: 48-54.

Pavanelli CAM, Mossolin EC & Mantelatto FL 2008. Reproductive strategy of the snapping shrimp *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 in the South Atlantic: fecundity, egg features and reproductive output. Invert. Reproduct. Dev. 52: 123-130.

_____, Mossolin EC & Mantelatto FL 2010. Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects on offspring performance in the snapping shrimp *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Alpheidae). Anim. Biol. 60: 237-247.

Pequegnat LH & Heard RW 1979. *Synalpheus agelas*, new species of snapping shrimp from the Gulf of Mexico and Bahama Islands (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Bull. Mar. Sci. 29: 110-116.

Pires MAB, Abrunhosa FA & Maciel CR 2008. Early larval development in the laboratory of *Alpheus estuariensis* (Crustacea: Caridea) from the Amazon Region. Rev. Bras. Zool. 25: 199-205.

Powell CB 1979 Three alpheid shrimps of a new genus from West African fresh and brackish waters: taxonomy and ecological zonations (Crustacea Decapoda Natantia). Rev. Zool. Afr. 93: 116–150.

Rafinesque CS 1815. Analyse de la Nature ou Tableau de l'Univers et des corps organisés: 1-224. Palerme.

Rodrigues FMA, Lomônaco C & Christoffersen ML 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. J. Crust. Biol. 29: 334-342.

Sastry AN 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Waterman TH, ed., pp. 179-270, Academis Press, New York.

Say T 1818. An account of the Crustacea of the United States, part 5. Journal of the Academy of Natural Sciences at Philadelphia 1: 235-253.

Schmitt WL 1924. Report on the Macrura, Anomura and Stomatopoda collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918. University

of Iowa Studies of Natural History 10: 65-99, plates 1-5.

Souza ACC 2012. Biologia populacional do camarão-de-estalo *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) na Baía do Pontal, Ilhéus, Bahia. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil. 59 pp.

Spence Bate C 1888. Report on the Crustacea Macrura collected by the Challenger during the years 1873-76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. ”Challenger” during the years 1873-76, 24: 1-942.

Wehrtmann IS & Graeve M. 1998. Lipidc composition and utilization in developing eggs of two tropical marine caridean shrimps (Decapoda: Caridea: Alpheidae, Palaemonidae). Comp. Biochem. Physiol. 121: 457-463.

Wehrtmann IS, Miranda I, Lizana-Moreno A, Hernáez P, Barrantes-Echandi V & Mantelatto FL 2011. Reproductive plasticity in *Petrolisthes armatus* (Anomura, Porcellanidae): a comparison between a Pacific and Atlantic population. Helgol. Mar. Res. 66: 87-96.

Zar JH 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 662 pp.

5. Artigo Científico II

Aspectos do pareamento heterossexual em três espécies de camarão-de-estalo do gênero *Alpheus* (Caridea: Alpheidae)

Resumo. O objetivo deste estudo foi descrever aspectos do pareamento heterossexual, tais como existência de dimorfismo sexual no tamanho corporal e robustez dos quelípodos do primeiro par de pereiópodos e de lateralidade neste par de apêndices, em três camarões morfologicamente similares do gênero *Alpheus*. Para isso, foi obtido um total de 134 pares em quatro campanhas entre maio de 2012 e março de 2013, em planícies intermareais de duas localidades [Moreré, Cairu (agosto de 2012 e maio de 2013) e Itacaré (julho de 2012 e março de 2013)]. Destes, 21pares corresponderam a *A. angulosus*, 34 a *A. buckupi* e 80 a *A. carlae*. Dimensões como o comprimento da carapaça (CC) e comprimento e largura do própodo (CP e LP, respectivamente) das quelas do primeiro par de pereiópodos foram medidas. De modo geral, os resultados foram similares nas três espécies. O CC foi altamente correlacionado entre os parceiros ($r > 0,9$). O tamanho entre os sexos não variou significativamente, ao passo que a quela maior do primeiro par de pereiópodos foi mais robusta nos machos. Não houve lateralidade em nenhumas das espécies. O dimorfismo apresentado no quelípodo pode estar relacionado a diferentes funções dos parceiros. Por fim, a escolha do parceiro não parece ter qualquer associação com a lateralidade.

Palavras-chave. Sistemas de acasalamento, monogamia, dimorfismo sexual, lateralidade.

Correa e Thiel (2003) identificaram quatro diferentes tipos de sistemas de pareamento em camarões carídeos, entre estes, a formação de pares estáveis ao longo da vida. Este comportamento, chamado monogamia, está presente em um grande número de grupos não taxonomicamente relacionados (Mathews, 2002a), sendo vastamente observada no gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 (e.g., Nolan & Salmon, 1970; Mathews, 2002a; 2003; Rahman et al. 2003). Os mecanismos de evolução e manutenção deste pareamento neste gênero ainda não são totalmente compreendidos. Por outro lado, a cooperação na construção e defesa de habitações e a manutenção da guarda de parceiro são apontadas como principais vantagens adaptativas deste sistema (Mathews, 2002a, b; 2003).

Estes camarões distribuem-se especialmente em águas rasas nas regiões tropical e subtropical do mundo (Chace, 1988; Anker et al., 2006), e estão entre os mais diversos grupos da infraordem Caridea DANA, 1852 (De Grave & Fransen, 2011). Uma das características marcantes do grupo é a forte heteroquelia apresentada no primeiro par de pereiópodos (Anker et al., 2006). Em diversos grupos de decápodos que apresentam heteroquelia, têm sido verificada presença de lateralidade (desequilíbrio na razão de ocorrência do quelípodo maior para um dos lados do corpo) (Davis, 1987). Curiosamente, poucos estudos se dedicaram a investigar a existência deste atributo em *Alpheus*. Nestes camarões, a quela maior está relacionada à produção de um estalo, que está associado ao comportamento agonístico e predação (Nolan & Salmon, 1970; Versluis et al., 2000).

A maior parte do conhecimento existente sobre monogamia no grupo foi obtido recentemente. Os estudos prévios consistiram de observações *in loco*, bem como experimentos de manipulação em laboratório. Os primeiros trabalhos experimentais com *Alpheus* (e.g., Mathews, 2002a, b; 2003; Rahman et al. 2003) buscaram entender os

mecanismos pelo qual este comportamento surgiu e suas vantagens adaptativas (Mathews, 2002a). Estas pesquisas abordaram diferentes aspectos, tais como fatores populacionais [demografia, razão sexual, sincronismo das fêmeas (Mathews, 2002a; 2003)], genéticos [relação de paternidade (Mathews, 2007)] e comportamentais [comportamento de construção e defesa de habitações (Mathews, 2002b)].

Embora existam estudos prévios, alguns aspectos ainda carecem de investigação como, por exemplo, em que momento da vida estes pares são formados. Observações de campo sugerem que o pareamento pode iniciar cedo, sendo em certas populações observados indivíduos muito pequenos pareados (G.O. Soledade, obs. pess.). Fatores como a relação de tamanho do corpo, apêndices e a lateralidade têm sido usados em inferências sobre aspectos do pareamento em camarões carídeos (Baeza, 2008; Baeza et al., 2011). Das três espécies alvo deste estudo, ao menos *Alpheus angulosus* MCCLURE, 2002 é reconhecido como monogâmico (e.g., Mathews 2002, 2003). Com relação às outras duas espécies (*A. buckupi* ALMEIDA, TEROSSI, ARAÚJO-SILVA & MANTELATTO, 2013 e *A. carlae* ANKER, 2012), a formação de pares heterossexuais tem sido ao menos relatada na literatura (Anker, 2012; Almeida et al., 2013). É importante ressaltar que pouco ainda é conhecido sobre aspectos biológicos nestes camarões.

Não obstante, estes táxons são reconhecidos como integrantes de complexos de espécies crípticas do ponto de vista taxonômico (Anker, 2012; Almeida et al., 2013), e apesar de integrarem complexos diferentes (*A. angulosus* e *A. carlae* – complexo *A. armillatus* H. MILNE EDWARDS, 1837 e *A. buckupi* – complexo *A. lobidens* DE HAAN, 1850), estes camarões apresentam similaridades morfológicas, e a separação é dificultada, especialmente quando o material examinado consiste em fêmeas. Estudos envolvendo abordagens comparativas sobre aspectos não taxonômicos em complexos de

espécies são inexistentes no gênero. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar aspectos do pareamento, tais como relação de tamanho entre os parceiros, presença de dimorfismo sexual e a existência de lateralidade na posição do quelípodo do primeiro par de pereiópodos, neste grupo de espécies.

Material e Métodos

O material utilizado neste estudo foi obtido durante quatro coletas realizadas entre maio de 2012 e março de 2013 em duas localidades da costa da Bahia, nordeste do Brasil [Moreré, Cairu (agosto de 2012 e maio de 2013) e Itacaré (julho de 2012 e março de 2013)]. Espécimes de *A. buckupi* e *A. carlae* foram coletados na localidade de Moreré, Ilha de Boipeba, município de Cairu (13°36’49,5’’S; 38°54’16,2’’W), sendo que para a segunda espécie foram realizadas coletas adicionais no município de Itacaré (14°16’31,4’’S; 38°59’14,5’’W). Indivíduos de *A. angulosus* foram capturados apenas nesta última localidade.

As coletas foram realizadas sem padronização de esforço amostral, durante a maré baixa, em períodos de sizígia. Os camarões foram coletados manualmente em pequenas poças de maré ou embaixo de rochas soltas sobre o substrato móvel. Os indivíduos separados entre si por uma distancia menor ou igual a 5 cm foram considerados como pareados (Mathews, 2002a). Macho e fêmea de cada par foram colocados juntos em diferentes sacos plásticos, separados de outros casais, e posteriormente transportados ao laboratório para as análises.

Em laboratório, a identificação do sexo foi feita pela presença ou ausência do *appendix masculina* no endópodo do primeiro par de pleópodos. Para verificar a existência de lateralidade no primeiro par de pereiópodos, em cada indivíduo, foi

observada a posição (lado esquerdo ou direito do corpo) do quelípodo maior. Posteriormente, todos os espécimes foram fotografados em microscópio estereoscópico com sistema de captura de imagem. As imagens foram usadas para obtenção de medidas do comprimento da carapaça (CC), comprimento (CP) e largura (LP) do própodo das quelas do primeiro par de pereiópodos. Estas medições foram feitas com uso do programa Imaje J, 1.45s. O CC foi mensurado desde a extremidade do rostro até a margem posterior da carapaça, o CP foi medido desde a margem proximal da palma até a distal do pólex, enquanto que a LP foi medida na altura da região distal da palma (próximo à inserção do dáctilo) (Fig. 1). Por último, os espécimes foram conservados em álcool 70% e depositados na Coleção Carcinológica do Laboratório de Zoologia de Invertebrados da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.

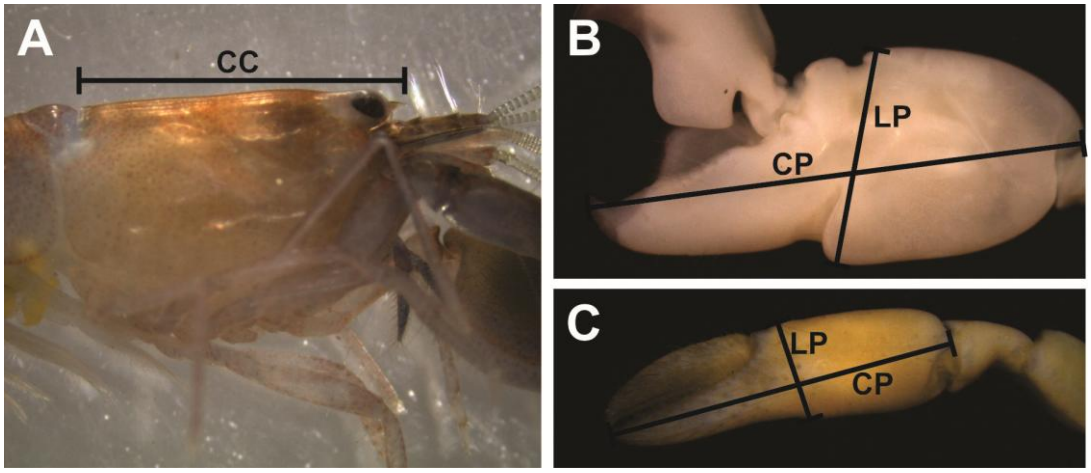

Fig. 1. Dimensões morfométricas obtidas para três espécies de *Alpheus* FABRICIUS, 1798 da costa da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013. **A.** Carapaça, vista lateral. **B.** Quela maior do primeiro par de pereiópodos, vista lateral. **C.** Quela menor do primeiro par de pereiópodos, vista mesial. CC = comprimento da carapaça; CP e LP = comprimento e largura do própodo, respectivamente.

Todos os dados foram testados quanto à normalidade, adotando-se procedimentos não paramétricos quando pertinente. As amostras de *A. carlae* das duas

localidades foram tratadas em conjunto nas análises estatísticas. As diferenças morfométricas entre os sexos foram analisadas por análise de regressão linear. O CC foi usado como variável independente em todas as análises. A correlação de Pearson foi usada para analisar o relacionamento destas variáveis. Diferenças entre os sexos envolvendo o crescimento dos quelípodos foram testadas pelo Teste de Análise de Covariância (ANCOVA) e teste *a posteriori*. Diferenças entre as médias foram verificadas pelo teste Kruskal-Wallis. A lateralidade entre os sexos foi testada através de teste qui-quadrado (x^2). Em todas as análises foi adotado um nível de significância a 95% (Zar, 1996). Todos os procedimentos estatísticos foram feitos nos programa PAST (PAleontological STatistics 2.16).

Resultados

Foi coletado um total de 135 pares, sendo 21 de *A. angulosus*, 34 de *A. buckupi* e 80 de *A. carlae*. Observações de campo mostraram alta proporção (mais de 70%) de indivíduos em pares em relação a indivíduos solitários. O CC dos indivíduos pareados variou de 4,11 – 8,19 em *A. angulosus*, 4,24 – 11,76 em *A. buckupi* e 4,28 – 9,78 nos pares de *A. carlae* (Fig. 1. e Tabela 1). Com exceção de *A. buckupi*, as fêmeas foram levemente maiores que os machos, contudo não houve diferença significativa entre os parceiros em nenhum dos casos (Tabela 1).

Tabela 1. Variação de tamanho e média de comprimento da carapaça em pares heterossexuais de três espécies do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013.

	Amplitude		**Média ± Desvio**	
	Fêmeas	**Machos**	**Fêmeas**	**Machos**
A. angulosus	4,4 - 8,19	4,11 - 7,78	5,67 ± 1,02	5,57 ± 0,90
A. buckupi	4,24 - 8,30	4,26 - 11,76	6,44 ± 1,26	6,65 ± 1,45
A. carlae	4,28 - 9,78	4,34 - 9,51	6,22 ± 1,24	6,05 ± 1,08

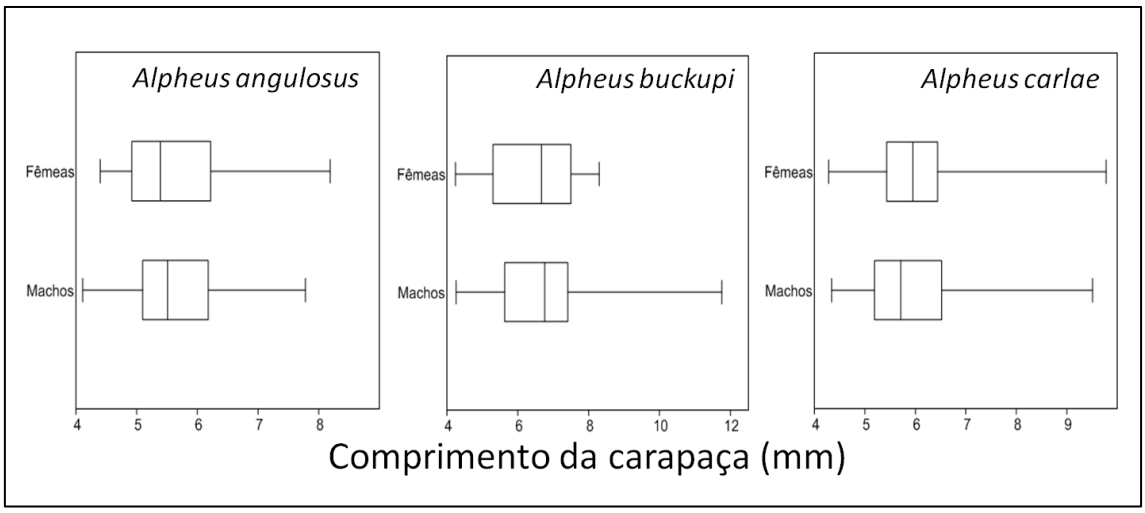

Fig. 2. Amplitude e mediana de tamanho da carapaça de pares heterossexuais de três espécies do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil entre maio de 2012 e março de 2013.

De modo geral, houve correlação positiva entre o CC de machos e fêmeas pareados. O tamanho de machos e fêmeas apresentou correlações estatisticamente significativas e superiores a 90% em todos os casos ($p < 0,05$; $r > 0,9$) (Fig. 3).

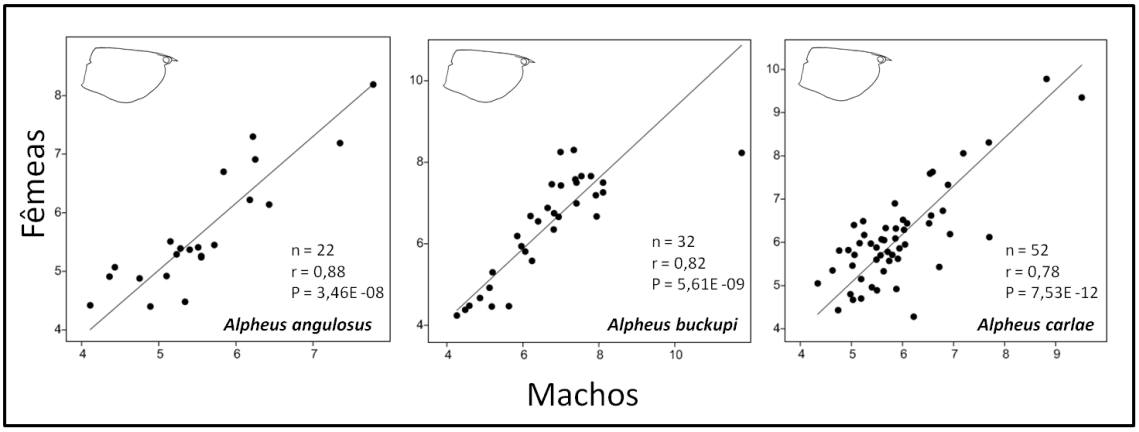

Fig. 3. Correlação do comprimento da carapaça de pares heterossexuais em três espécies do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013.

Machos e fêmeas pareados diferiram quanto à robustez dos quelípodos do primeiro par de pereiópodos. Nos machos estes apêndices foram mais robustos em todas as espécies. Isto foi mais evidenciado na quela maior (Fig. 4 e Tabela 2). As diferenças entre os sexos não foram significativas apenas com relação à quela menor de *A. angulosus* e *A. carlae* (ver Tabela 2). Em todas as espécies o tamanho de ambos os quelípodos apresentou altos valores de correlação com o CC (Fig. 4 e Tabela 2). Esta relação foi positiva para ambos os sexos e espécies, com mais de 70% de correlação em todos os casos. Entretanto, foram encontradas diferenças no padrão de correlação entre os sexos. Isto foi melhor evidenciado para o comprimento dos própodos de ambas as quelas (Fig. 4). Para algumas dimensões analisadas, tais como CP e LP dos quelípodos menores, não foram verificadas diferenças significativas no padrão de desenvolvimento entre os sexos (para valores do teste ANCOVA, ver Tabela 2).

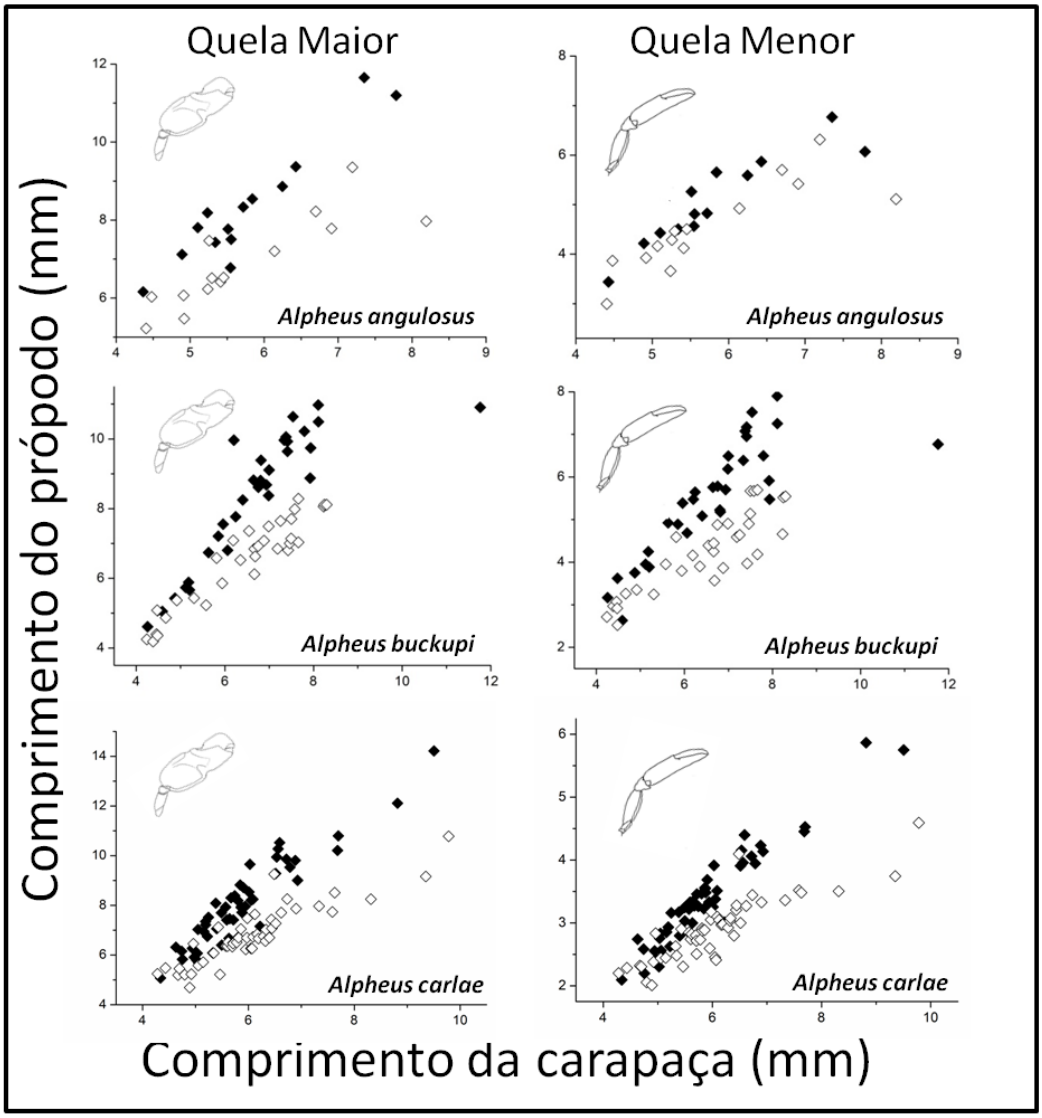

Fig. 4. Relação entre o comprimento da carapaça e tamanho do própodo do primeiro par de quelípodos em pares heterossexuais de três espécies do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013. Símbolos pretos e brancos correspondem a machos e fêmeas, respectivamente.

Tabela 2. Relação de crescimento entre o comprimento da carapaça e as quelas dos primeiros pereiópodos de três camarões do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013. São mostrados os coeficientes de correlação linear (r) para ambos os sexos, e resultados dos testes ANCOVA para as curvas de crescimento e Kruskal-Wallis para diferença entre as médias [CC = comprimento da carapaça; CPM e LPM = comprimento e largura da quela maior, respectivamente; CPMe e LPMe = comprimento e largura da quela menor, respectivamente. Valores significativamente diferentes em negrito].

	Regressão					**ANCOVA**	**Kruskal-Wallis**
	X	**y**	**N**	**r Machos**	**r Fêmeas**	***P***	***P***
A. angulosus	CC	CPM	14	0,94	0,85	**0,005**	**0,011**
		LPM		0,94	0,81	**0,005**	**0,007**
		CPMe		0,89	0,84	0,331	0,085
		LPMe		0,82	0,87	0,267	0,081
A. buckupi	CC	CPM	32	0,86	0,94	0,151	**0,0002**
		LPM		0,86	0,89	0,082	**5,3E-05**
		CPMe		0,79	0,87	0,469	**7,6E-05**
		LPMe		0,76	0,91	0,105	**4,4E-06**
A. carlae	CC	CPM	50	0,91	0,89	**2,2E-18**	**1,1E-08**
		LPM		0,93	0,88	**8,7E-16**	**3,0E-11**
		CPMe	35	0,94	0,89	**2,1E-05**	0,44
		LCMe		0,90	0,93	**1,4E-06**	0,10

Machos e fêmeas não diferiram com respeito à posição do quelípodo maior, sendo detectadas proporções similares entre direita e esquerda em todas as espécies (Tabela 3). Estas proporções não diferiram significativamente (teste x^2, $P > 0,05$). Com relação ao sincronismo da posição da quela dentro do par também não houve diferenças significativas em nenhum dos casos. De modo geral, os pares foram formados por

indivíduos portando quelípodos maiores tanto em lados coincidentes quanto opostos (Tabela 3).

Tabela 3. Posição do quelípodo maior do primeiro par de pereiópodos em pares heterossexuais de três espécies do gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 na costa da Bahia, nordeste do Brasil, entre maio de 2012 e março de 2013. [D e E = direita e esquerda, respectivamente; coincidente = quelas maiores do par do mesmo lado; oposta = quelas maiores do par em lados opostos].

	Fêmeas			**Machos**			**Coincidente**	**Oposta**
	n	**D**	**E**	**D**	**E**	**n**		
A. angulosus	**22**	12	10	11	11	**21**	10	11
A. buckupi	**24**	16	18	15	19	**34**	15	19
A. carlae	**79**	38	41	42	37	**79**	39	40
Total	**135**	**66**	**69**	**68**	**67**	**134**	**64**	**70**

Discussão

Todas as populações analisadas apresentaram indivíduos pareados com tamanho de carapaça a partir de 4,0 mm. Soledade et al. (em preparação) verificaram tamanhos de maturidades individuais femininas acima deste valor para as mesmas populações avaliadas. Os tamanhos de maturidades individuais previamente calculados para *Alpheus* spp. na costa brasileira [5,9 mm – *Alpheus estuariensis* (Souza, 2012) na costa da Bahia, nordeste do Brasil; 7,7 mm – *Alpheus carlae* (Pavanelli et al., 2008) e 11,2 mm – *Alpheus nuttingi* (Pavanelli et al., 2010) ambos no litoral de São Paulo, sudeste do Brasil] são superiores aos tamanhos das menores fêmeas encontradas, sugerindo que a busca por parceiro e início do pareamento se dá antes dos indivíduos atingirem a

maturidade sexual. Embora a maturidade individual feminina seja um indicativo da maturidade fisiológica (Sastry, 1983), a análise anatômica das gônadas precisaria ser conduzida para sua determinação exata.

Com exceção de *A. buckupi*, as fêmeas foram levemente maiores que os machos nos pares heterossexuais, contudo não houve diferença significativa em nenhuma das três espécies. Altos valores de correlação de CC entre os indivíduos pareados foram verificados (correlações acima de 90%). Isto tem sido observado entre parceiros de outros congenéricos estudados (e.g., Nolan & Salmon, 1970; Knowlton, 1980; Boltaña & Thiel, 2001; Souza, 2012). Forte correlação de tamanho entre os parceiros tem sido usada para verificar relação monogâmica estável (Mathews, 2002b; Baeza, 2008).

As diferenças observadas no tamanho do primeiro par de quelípodos indicam a existência de dimorfismo sexual nas três espécies. Este dimorfismo apesar de ter sido verificado em ambas as quelas foi mais pronunciado no quelípodo maior. A robustez nos quelípodos dos machos pode estar associada a alguma função diferencial desempenhada por estes. A defesa do território em *Alpheus* parece ser um comportamento realizado com maior frequência pelos machos (Mathews, 2002a). Além disso, machos de *A. heterochaelis* quando confrontados com invasores de mesmo sexo em condições experimentais apresentaram maior agressividade do que as fêmeas em situação similar (Rahman et al., 2003). Isto pode justificar o requerimento de quelípodos maiores, que poderiam conferir a estes machos, maior êxito nas disputas contra invasores, ou outros machos.

Outra possível explicação para a diferença no tamanho dos quelípodos nas três espécies estudadas diz respeito a disputas por fêmeas. Evidências experimentais sugerem benefícios com a guarda do parceiro nestes camarões (Rahman et al., 2003). Uma vez que em ambiente natural existe um fluxo de machos na tentativa de novos

pareamentos, como verificado em condições experimentais (Mathews, 2002b), disputas entre estes se tornariam mais frequentes. Este dimorfismo, portanto, pode ser vantajoso em duas situações: a primeira, quando dois ou mais machos disputam uma fêmea solitária, e uma segunda, em que um macho defende ativamente uma fêmea sob sua guarda das investidas de machos solitários. Estes argumentos, entretanto, necessitam ser confirmados por meio de experimentos comportamentais com pares das presentes espécies.

Os resultados mostraram que não houve lateralidade quanto à posição do quelípodo maior do primeiro par de pereiópodos. Ou seja, a quela maior ocorre na mesma proporção entre os lados direito e esquerdo do corpo independentemente do sexo. Em *Synalpheus brevicarpus* (HERRICK, 1891) foi observada predominância do quelípodo maior no lado esquerdo (ver Mariappan et al., 2000). Em *Alpheus* apenas duas espécies foram previamente analisadas e, em ambas, não foram verificadas diferenças neste aspecto [*A. dentipes* GUÉRIN, 1832 (Dawes, 1934) e *A. heterochaelis* (Young et al., 1994)]. Os resultados deste estudo, atrelados às informações existentes sobre *Alpheus* na literatura, mostram que a posição do quelípodo maior é totalmente variável, uma vez que em todas as cinco espécies investigadas (Dawes, 1934; Young et al., 1994; presente estudo) o quelípodo maior parece ter a mesma probabilidade de ocorrência em ambos os lados. Razões de lateralidade com tendência para o lado direito têm sido relacionadas com vantagem na manipulação de presas em caranguejos braquiúros (ver Mariappan et al., 2000). O quelípodo maior em alfeídeos, como discutido anteriormente, está relacionado a interações agonísticas e a predação, fazendo o uso do mecanismo de produção de estalo. A execução adequada deste estalo, a princípio não parece ter relação com o lado em que o quelípodo maior se encontra.

Os resultados aqui apresentados indicam que o padrão de pareamento é similar entre as espécies. O pareamento parece iniciar pouco antes de a maturidade sexual ser atingida e aparentemente o critério de escolha do parceiro não parece estar relacionado à localização da quela maior no primeiro par de pereiópodos. A correlação de tamanho entre os machos e fêmeas pareados foi alta nas três espécies, o que é característico de pares monogâmicos. Todavia, existe dimorfismo sexual, sendo evidente apenas no quelípodo maior do primeiro par de pereiópodos, que é mais robusto nos machos. Este dimorfismo pode estar relacionado ao uso diferencial deste apêndice em interações agonísticas e na defesa de território desempenhada pelos machos.

Agradecimentos. Agradeço à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) (APP 0035/2011) e à Universidade Estadual de Santa Cruz (00220.1100.1065) pelo financiamento do projeto “Biologia e Ecologia de Camarões da Família Alpheidae (Crustacea: Decapoda: Caridea)”. Agradeço igualmente à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal a Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado. Por fim, agradeço ao colega Mário V. Oliveira pela ajuda nos trabalhos de campo.

Referências

Almeida AO, Terossi M, Araújo-Silva CL & Mantelatto FL 2013. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. Zootaxa 3652: 437-452.

Anker A, Ahyong ST, Noel PY & Palmer AR 2006. Morphological phylogeny of

alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. Evolution 60: 2507-2528.

_____ 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 3386: 1-109.

_____ & De Grave S 2012. Description of *Alpheus cedrici* sp. n., a strikingly coloured snapping shrimp (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from Ascension Island, central Atlantic Ocean. ZooKeys 183: 1-15.

_____, Hurt C, Jara, J A & Knowlton N 2008. Revision of the *Alpheus cylindricus* Kingsley, 1878 species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with revalidation of *A. vanderbilti* Boone, 1930. Zootaxa 1943: 53-68.

_____ & Pachelle PPG 2013. Re-examination of the eastern Pacific and Atlantic material of *Alpheus malleator* Dana, 1852, with the description of *Alpheus wonkimi* sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). Zootaxa 3637: 412-431.

Baeza JA 2008. Social monogamy in the shrimp *Pontonia margarita*, a symbiont of *Pinctada mazatlantica*, off the Pacific coast of Panama. Mar. Biol. 153: 387-395.

_____, Bolaños JA, Hernandez JE, Lira C & López R 2011. Monogamy does not last long in *Pontonia mexicana*, a symbiotic shrimp of the amber pen-shell *Pinna carnea* from the southeastern Caribbean Sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 407: 41-47.

Boltaña S & Thiel M 2001. Associations between two species of snapping shrimp, *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). J. Mar. Biol. Ass. U. K. 81: 633-638.

Castro P 1971. The natantian shrimps (Crustacea, Decapoda) associated with

invertebrates in Hawaii. Pac. Sci. 25: 395-403.

Chace Jr. FA 1988. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the *Albatross* Philippine Expedition, 1907-1910, Part 5: Family Alpheidae. Smithsonian Contributions to Zoology, 466: 1-99.

Correa C & Thiel M 2003. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda : Caridea) and their avolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. Rev. Chil. Hist. Nat. 76 : 187-203.

Dana JD 1852. Conspectus Crustaceorum &c. Conspectus of the Crustacea of the Exploring Expedition under Capt. C. Wilkes, U.S.N. Macroura. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1852: 10-29.

Davis TA 1987. Laterality in Crustacea. Proc. Indian Nat. Sci. Acad. 52: 47-60.

Dawes B 1934. A study of normal and regenerative growth in pistol shrimp, *Alpheus dentipes* (Guèrin). Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org. 131: 543-574.

De Grave S & Fransen CHJM 2011. Carideorum Catalogus: The Recent Species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda). Zool. Med. 85: 195-588.

Fabricius JC 1798. Supplementum Entomologiae Systematicae: 1-572. Hafniae, Proft et Storch.

Guérin FE 1832. I. Classe. Crustacés, arachnids et Insectes. In: Voyage autour du monde, execute par Ordre du Roi, sur la Corvette de sa majesté, La Coquille, pendant les années 1822, 1823 1824 et 1825. Duperry LI, pp. 1-47.

Guérin-Méneville FE 1855. Animales articulados com piés articulados. p. i-xxxii, 1-371, plates 1-20. In: R. de La Sagra, Historia fisica politica y natural de la isla de Cuba. Segunda parte. Historia Natural. Tomo VII (Crustaceos, Aragnides é Insectos) [1856]. Tomo VIII (Atlas de Zoologia) [1855].

Haan W de 1833-1850. Crustacea. In: von Siebold, P.F., Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summum in India Batava Imperium Tenent, Suspecto, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus et Adumbrationibus Ilustravit: i-xxxi, ix-xvi, 1-243, Plates A-J, L-Q, 1-55. Lugduni-Batavorum.

Herrick FH 1911. Natural history of American lobster. Bull. U.S. Fish. 29: 149-408.

Karplus I 1987. The association between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps. Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. 25: 507-562.

Knowlton N 1980. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair bonding snapping shrimp. Evolution 34: 161-173.

_____ & Keller BD 1985. Two more sibling species of alpheid shrimps associated with the Caribbean sea anemones *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. Bull. Mar. Sci. 37: 893-904.

Mariappan P, Balasundaram C & Schmitz B 2000. Decapod crustacean chelipeds: an overview. J. Biosc. 25: 301-313.

Mathews LM 2002a. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio, or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulatus*)? Behav. Ecol. Sociobiol. 51: 426-432.

_____, 2002b. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. Anim. Behav. 63: 767-777.

_____, 2003. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: male snapping shrimp prefer to associate with high-value females. Behav. Ecol. 14: 63-67.

_____, 2007. Evidence for high rates of in-pair paternity in the socially monogamous snapping shrimp *Alpheus angulosus*. Aquatic Biol. 1: 55-62.

McClure M 2002. Revised nomenclature of *Alpheus angulatus* McClure, 1995 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 115: 368-370.

Milne Edwards H 1834-1840. Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux: 1-468, 1-532, 1-638, 1-32. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris.

Nolan BA & Salmon 1970. The behavior and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochelis* and *Alpheus normanni*). Forma et Function 2: 289-336.

Pavanelli CAM, Mossolin EC & Mantelatto FL 2008. Reproductive strategy of the snapping shrimp *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 in the South Atlantic: fecundity, egg features and reproductive output. Invert. Reproduct. Dev. 52: 123-130.

_____, Mossolin EC & Mantelatto FL 2010. Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects on offspring performance in the snapping shrimp *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Alpheidae). Anim. Biol. 60: 237-247.

Rahman N, Dunham DW & Govind CK 2003. Social monogamy in the big-clawed snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis*. Ethology 109: 457-473.

Sastry AN 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Waterman TH, ed., pp. 179-270, Academis Press, New York.

Schmitz B & Herberholz J 1998. Snapping behavior in intraspecific agonistic encounters in the snapping shrimp (*Alpheus heterochaelis*). J. Biosc. 23: 623-632.

Smith WL 1977. Beneficial behavior of a symbiotic shrimp to its host anemone. Bull.

Mar. Sci. 27: 343-346.

Souza ACC 2012. Biologia populacional do camarão-de-estalo *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) na Baía do Pontal, Ilhéus, Bahia. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil. 59 pp.

Spence Bate C 1888. Report on the Crustacea Macrura collected by the Challenger during the years 1873-76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. ”Challenger” during the years 1873-76, 24: 1-942.

Verrill AE 1869. On the parasitic habits of Crustacea. The American Naturalist 3: 239-250.

Versluis M, Schmitz, B, von der Heydt A & Lohse D 2000. How Snapping Shrimp Snap: Through Cavitating Bubbles. Science 289: 2114-2117.

Young RE, Pearce J & Govind CK 1994. Establishment and maintenance of claw bilateral asymmetry in snapping shrimps. J. Exp. Zool. 269: 319-326.

Zar JH 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 662 pp.

6. Anexos

6.1. Normas de submissão de manuscritos para a Revista Invertebrate Biology.

Author Guidelines

Invertebrate Biology (IB) invites papers describing original, significant research focused on understanding any aspect of the biology of invertebrate organisms (protozoan and metazoan), including morphology and ultrastructure; genetics, phylogenetics, and evolution; physiology and ecology; neurobiology, behavior, and biomechanics;

reproduction and development; and cell and molecular biology. Taxonomic descriptions may be a component, though secondary, of papers submitted to IB. Review articles are welcomed, but please consult the Editor-in-Chief before submitting. All contributions undergo a thorough process of peer-review.

Manuscript submission and format

Manuscripts should be submitted electronically through ScholarOne Manuscripts athttp://mc.manuscriptcentral.com/InvBio. Manuscripts must be in English with metric units throughout. For matters of style not covered here, refer to recent issues of IB or the CBE Manual Scientific Style and Format. Manuscript text files should be double-spaced, with margins of at least 2.5 cm. Please provide full names and addresses for each author, five additional keywords not in the title, and a running title of no more than 40 characters. The abstract, summarizing the main findings, conclusions, and significance of work, should be concise and informative; avoid vague statements such as "The significance of the results is discussed." The introduction, usually a brief account of background and goals, is not titled. Subsequent sections bear titles, usually Methods, Results, Discussion, and References. Subheadings should be no more than 40 characters. Place Acknowledgments between Discussion and References. Figure legends, tables, and footnotes (in that order) should follow the last page of references.

Citations and references

Complete data for all published works and theses cited, and only those cited, must be listed in References, in alphabetical order; include papers accepted for publication (Baker, in press), but not those merely submitted or in preparation. In the text, cite works in chronological order: (Smith & Jones 1991; Cook et al. 1992; Anderson 1993a,b). Cite unpublished data and manuscripts from one of the authors (Cox, unpubl.

data) or other individuals (D. E. Fox, pers. comm.) with no entry in References. Consult BIOSIS for journal-title abbreviations.

Examples of References style:

Grell KG & Ruthmann A 1991. Placozoa. In: Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol.2. Placozoa, Porifera, Cnidaria, and Ctenophora. Harrison FW & Westfall JA, eds., pp. 13–27. Wiley-Liss, New York. Klauser MD 1982. An ultrastructural and experimental study of locomotion in Trichoplax adhaerens (Placozoa). Masters thesis, Clemson University, Clemson, South Carolina. 49 pp.

Lowenstam HA & Weiner S 1989. On Biomineralization. Oxford University Press, New York. 324 pp.

Pearse VB 1989a. Growth and behavior of Trichoplax adhaerens: first record of the phylum Placozoa in Hawaii. Pac. Sci. 43: 117–121.

---- 1989b. Stalking the wild placozoan: biogeography and ecology of Trichoplax in the Pacific. (Abstr.) Am. Zool. 29: 175A.

Illustrations

Whenever practical, data should be presented in graphs rather than tables. In designing tables, figures, and multiple-figure plates, keep in mind that the final page size (print area) is 41 picas wide (nearly 175 mm or 7 inches) and 54 picas high (230 mm or 9 inches). Figures may occupy from half- to full-page width. Details of all figures (graphs, line drawings, halftones) must be large enough (at least 1.5 mm high), to remain clear at final, published size. Include a scale bar in each figure and its value in the figure or the legend; do not use expressions of magnification. Illustrations should be submitted as electronic files at the appropriate resolution and the size intended for publication. Color images should be submitted in CMYK color. For file format, submit line artwork (vector graphics) as Encapsulated PostScript (.eps), and halftones or

photographic images (bitmap files) as Tagged Image File Format (.tif). Minimum acceptable resolution at final, published size is 300 dpi for color figures, 500 dpi for grayscale images, and 1200 dpi for line art. If a plate contains more than one type of art (e.g., line art and grayscale photographic images), the entire plate must be submitted at the highest applicable resolution (in this case, 1200 dpi). For uploading large files more quickly, LZW compression will reduce file size without affecting quality. Further information on preparing electronic figures is available athttp://authorservices.wiley.com/bauthor/illustration.asp. Figures and tables must be cited in the manuscript text in the same order as their numbering (e.g., Fig. 1 should be cited before Fig. 2; likewise, Fig. 1A should be cited before Fig. 1B).Authors are encouraged to submit additional, unlabeled photographs or drawings to be considered for the issue cover.

Scientific names

For all species studied, the complete scientific name with taxonomic author and date (e.g., Ostrea edulis LINNAEUS 1758) should be given either at the first mention in the text of the paper or in the Methods, but not in the title or abstract. Place taxonomic author in small caps, to distinguish from citations to reference works. Use the full binomial (Ostrea edulis) at the first mention in each section of the paper, and then abbreviate (O. edulis, not Ostrea unless referring to the genus). The Latin name of any taxon is capitalized and treated as a singular noun, not a plural or an adjective.