

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

ANA CARLA COSTA DE SOUZA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E ANÁLISES MORFOMÉTRICAS DE ESPÉCIES DE
CAMARÃO-DE-ESTALO DO GÊNERO *ALPHEUS* FABRICIUS, 1798 (CRUSTACE-
A: DECAPODA: ALPHEIDAE) DA COSTA PERNAMBUCANA**

Recife

2019

ANA CARLA COSTA DE SOUZA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E ANÁLISES MORFOMÉTRICAS DE ESPÉCIES
DE CAMARÃO-DE-ESTALO DO GÊNERO *ALPHEUS* FABRICIUS, 1798 (CRUS-
TACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE) DA COSTA PERNAMBUCANA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de concentração: Biologia Animal

Orientador: Prof^o. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida

Coorientador: Prof^o. Dr. José Roberto Botelho de Souza

Recife

2019

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Souza, Ana Carla Costa de

Biologia reprodutiva e análises morfométricas de espécies de camarão-de-estalo do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) da costa pernambucana / Ana Carla Costa de Souza - 2019.

125 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Alexandre Oliveira de Almeida

Coorientador: José Roberto Botelho de Souza

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal. Recife, 2019.

Inclui referências

1. Camarões 2. Biologia reprodutiva 3. Ecologia

I. Almeida, Alexandre Oliveira de (orient.) II. Souza, José Roberto Botelho de (coorient.) III. Título

595.388

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-107

ANA CARLA COSTA DE SOUZA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E ANÁLISES MORFOMÉTRICAS DE ESPÉCIES DE
CAMARÃO-DE-ESTALO DO GÊNERO *ALPHEUS* FABRICIUS, 1798 (CRUSTACE-
A: DECAPODA: ALPHEIDAE) DA COSTA PERNAMBUCANA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Aprovada em: 22/02/2019.

BANCA EXAMINADORA

Prof^o. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^a. Dr^a. Paula Braga Gomes (Examinadora Interna)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof^a. Dr^a. Cleide Maria R. de Albuquerque (Examinadora Interna)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^o. Dr^a. Marina Sá L. Câmara de Araújo (Examinador Externo)
Universidade Estadual de Pernambuco

Prof^o. Dr. Gabriel Lucas Bochini (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^o. Dr. Ralf Schwamborn (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pelo dom da vida, pela força e sabedoria. “A Ele toda honra e toda glória.”

A minha família pelo apoio, pelas orações, ajuda financeira, incentivos e por ter sido meu alicerce nos momentos de dúvidas e desânimos. Em especial a minha avó Valtitudes Santana Oliveira (*In memorian*), conhecida como professora Dida, que foi uma guerreira, pilar de toda família, provedora das necessidades materiais e afetivas. Mulher forte, doce, a qual eu tive a honra de conviver e de ter como exemplo. “Vovó Preta”, nos braços de Deus, receba esta homenagem com eterno amor!

Agradeço imensamente ao meu companheiro, João Mário, que esteve todo o tempo ao meu lado em Recife. Nesses quatro anos de doutorado, ele foi meu amigo, minha família e meu alicerce. “Jhonny, minhas conquistas também são as suas! Te amo!”

Ao meu orientador, Alexandre Oliveira de Almeida, por ter me apresentado estes fascinantes camarões, pela oportunidade dada a mim para conquistar este título e por acreditar na minha capacidade. Além disso, obrigada, querido Teacher, não só pelos seus sábios ensinamentos sobre os crustáceos, mas por ensinar-me a ser um profissional ético, probo, responsável, humilde e sem discriminações. Sobretudo, obrigada pela amizade, que estará eternamente em meu coração!

Ao meu co-orientador, José Roberto Botelho de Souza, por ter me cedido gentilmente toda a estrutura para que eu realizasse este doutorado, por todo o suporte e apoio na pesquisa, pelos conselhos, pelos ensinamentos compartilhados e pelo companheirismo. Beto, grande parte deste título aconteceu graças a sua imensa disponibilidade. Saiba que você é um ser humano maravilhoso! Desejo-lhe toda a felicidade deste mundo!

Ao professor Giovanni Amadeu e toda sua equipe (Laboratório de Meiofauna), e ao professor Cláudio e toda sua equipe (Laboratório de Biofísica de Biomembranas e Células Tronco/Oleg Krasilnikov da UFPE) por me cederem seus equipamentos para as análises de meus dados e por todo o suporte com o material biológico. Gratidão a todos!

Aos parceiros do laboratório de crustáceos da Oceanografia (UFPE), Ricardo e Flávio, pelas ajudas em campo. Aos parceiros do Laboratório de Comunidades Marinhas da UFPE (LACMAR), Laís Vieira, Kananda, João Vitor e Bárbara Moreno, por todo o suporte no tratamento do material biológico, pela companhia e pelos momentos de alegrias e descontração. Gratidão imensa a todos!

À equipe e amigos do laboratório de crustáceos da UFPE (LabCrust) Andressa Cunha, Gabriel Bochini, Guidomar Soledade, Fernanda Dias, Mário Vitor, Renata Silva, Rodrigo Guéron e Patricia Santos (em especial aos velhos amigos guerreiros da UESC – Andressa, Guidomar, Mário Vitor e Patricia – que vieram junto comigo em busca de um sonho). Meus baianos, eu os agradeço imensamente por todo o suporte em campo, todos os conhecimentos compartilhados, pelos momentos de descontração e desabafo. Por serem todo um suporte emocional nessa caminhada cheia de “curvas sinuosas”. Gratidão é pouco a ser expressada em palavras!

Às queridas amigas que fiz em Recife, Raquel Marinho e Driele Ventura. Levo-as em meu coração e agradeço por toda amizade doada. Que Deus lhes abençoe!

Aos meus eternos amigos do peito, de luta, de choro e de alegrias, Aline Reis, Luana Tocchio, Luciano Oliveira e Suelen Sena. Sem os seus incentivos, seus ouvidos, seus conselhos e suas amizades, eu não conseguiria transpor momentos difíceis ao longo deste doutorado. Amizade não se valora, doa-se interinamente. “Porque se um cair, o outro levanta o seu companheiro; mas aí do que estiver só; pois, caindo, não haverá outro que o levante.” Eclesiastes 4:10.

Por fim, agradeço ao corpo docente do PPGBA, aos secretários (Manoel, Ana e David) e aos coordenadores. Todos vocês foram essenciais na minha formação.

“Não existe conquista sozinho, por trás de toda realização existe uma grande equipe, existem amigos, família, ..., que são “pilares e tijolos” para o crescimento pessoal. Aquele que conquista sozinho, nada se tem.”

Os jovens se cansarão e se fatigarão, e os moços certamente cairão; Mas os que esperam no Senhor renovarão as forças, subirão com asas como águias; correrão, e não se cansarão; caminharão, e não se fatigarão (Isaías 40:30-31).

RESUMO

Alpheus FABRICIUS, 1798 é um gênero de camarões-de-estalo, pertencente à família Alpheidae RAFINESQUE, 1815, composto por 310 espécies encontradas nos ambientes marinhos e estuarinos tropicais e subtropicais, ocorrendo desde regiões entremarés até grandes profundidades. No Brasil, são registradas 33 espécies distribuídas do litoral Norte até o Sul. Visando obter informações eco-populacionais não conhecidas para as populações da costa pernambucana, foram estudadas seis espécies de *Alpheus* de duas localidades de Pernambuco. *Alpheus angulosus* MCCLURE, 2002, *A. bouvieri* A. Milne Edwards, 1878, *A. carlae* ANKER, 2012 e *A. nuttingi* (Schmitt, 1924) foram coletados na Praia do Paraíso (Cabo de Santo Agostinho), e *A. buckupi* ALMEIDA, TEROSSI, ARAÚJO-SILVA & MANTELATTO, 2013 e *A. estuariensis* CHRISTOFFERSEN, 1984 no estuário do rio Paripe (Itamaracá). Estas localidades compreendem ambientes marinhos diferentes (praia e manguezal). Os camarões foram coletados em quatro campanhas, contemplando duas estações chuvosas (Agosto de 2015 e 2016) e duas secas (Fevereiro de 2016 e de 2017), em momentos de marés baixas de sigízia. Dados da produção de embriões (fecundidade, volume de embriões e investimento reprodutivo), crescimento morfológico, maturidade, biomassa, alocação energética e o sistema de pareamento foram analisados. Informações sobre a biomassa e alocação energética foram inéditas para a família. Nesta tese, os dados foram organizados em três capítulos. O primeiro capítulo aborda a produção de embriões nas duas estações. Os dados mostraram que a fecundidade, o investimento reprodutivo e o volume de embriões não diferiram entre as estações, e que a condição ovígera e não-ovígera das fêmeas influencia na alocação energética entre a reprodução e a manutenção do quelípodo maior. O segundo capítulo aborda o dimorfismo e maturidade sexual, crescimento corpóreo entre jovens e adultos, e análise de alocação energética do quelípodo maior em machos e fêmeas. Nas espécies, o tamanho e maturidade entre os sexos não foram diferentes, contudo, o quelípodo maior, as estruturas abdominais, o crescimento dos apêndices corpóreos e a alocação energética foram os aspectos que evidenciaram o dimorfismo sexual. Por fim, o terceiro retrata o sistema de pareamento em cinco espécies. Os dados da estrutura populacional indicaram que as espécies são socialmente monogâmicas.

Palavras-chave: Camarões. Monogamia. Ecologia. Populações.

ABSTRACT

Alpheus FABRICIUS, 1798 is a genus of snapping shrimps belonging to the family Alpheidae, RAFINESQUE, 1815, composed by 310 valid species widely found in tropical and subtropical marine and estuarine environments, occurring from intertidal regions to large depths. In Brazil, there are 33 species distributed from the coast north to the south. In order to obtain information about the unknown populations of the coast of Pernambuco, six species of *Alpheus* were studied from two localities of Pernambuco. *Alpheus angulosus* MCCLURE, 2002, *A. bouvieri* A. Milne Edwards, 1878, *A. carlae* ANKER, 2012, and *A. nuttingi* (Schmitt, 1924) were collected in Paradise Beach (Cabo de Santo Agostinho), and *A. buckupi* ALMEIDA, TEROSSI, ARAÚJO-SILVA & MANTELATTO, 2013 e *A. estuariensis* CHRISTOFFERSEN, 1984 in estuary of the Paripe River (Itamaracá). These localities comprise different marine environments (beach and mangrove). The shrimps were collected in four campaigns, including two rainy seasons (August 2015 and 2016) and two dry seasons (February 2016 and 2017), during low tide. Data about embryo production (fecundity, embryo volume and reproductive investment), morphological growth, maturity, biomass, energy allocation and the pairing system were analyzed. Information about biomass and energy allocation were unheard for the family. In this thesis, the data were organized into three chapters. The first chapter deals with the production of embryos in the two seasons. The data showed that fecundity, reproductive investment and embryo volume did not differ between seasons, and that the ovigerous and non-ovigerous condition of females influences the energy allocation between reproduction and maintenance of the major cheliped. The second one deals with the dimorphism and sexual maturity, body growth among juveniles and adults, and energy allocation analysis of the major cheliped in males and females. In the species, the size and maturity between the sexes were not dimorphic, however, the cheliped, the abdominal structures, the growth of these appendages and the energy allocation were the aspects that evidenced the sexual dimorphism. Finally, the third one portrays the pairing system in five species. Population structure data indicated that species are socially monogamous

Key words: Shrimps. Monogamy. Ecology. Populations.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
1.1	OBJETIVOS.....	14
1.1.1	Objetivo Geral.....	14
1.1.2	Objetivos Específicos.....	14
1.2	HIPÓTESES TESTADAS.....	14
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	16
2.1	ÁREAS DE ESTUDO.....	16
2.2	PROCEDIMENTOS DE AMOSTRAGEM.....	17
2.3	PROCEDIMENTOS EM LABORATÓRIO.....	18
3	ESTRUTURAÇÃO DOS RESULTADOS.....	19
3.1	ARTIGO 1 Estratégia reprodutiva em espécies de camarões-de- estalo do gênero <i>Alpheus</i> (Crustacea: Alpheidae): maturidade sexual, produção de embriões e alocação energética.....	21
3.2	ARTIGO 2 Growth, sexual maturity and dimorphism in six species of snapping shrimps of the genus <i>Alpheus</i> (Decapoda: Alpheidae).....	39
3.3	ARTIGO 3 Social monogamy in five species of snapping s- hrimps of the genus <i>Alpheus</i> (Caridea: Alpheidae): an populational approach.....	79
4	CONCLUSÃO.....	119
	REFERÊNCIAS.....	120

1 INTRODUÇÃO

O gênero *Alpheus* FABRICIUS, 1798 compõe um rico e diversificado grupo de camarões popularmente conhecidos como camarões-de-estalo, pertencente à família Alpheidae RAFINESQUE, 1815, sendo o mais representativo desta família. Atualmente o táxon consta com 310 espécies válidas e uma estimativa de mais 400 espécies existentes, considerado o táxon mais rico entre os camarões carídeos (ALMEIDA et al., 2013, 2014; ANKER, 2012; ANKER et al., 2015, 2016; ANKER; DE GRAVE, 2012; ANKER; PACHELLE, 2015; BRACKEN-GRISSOM; FELDER, 2014; DE GRAVE; FRANSEN, 2011; KOMAI, 2015; SALGADO-BARRAGÁN et al., 2017).

Para a costa do Brasil, foram registradas até o momento 33 espécies, distribuídas desde o Nordeste do Amapá (Cabo Orange) até o Sudeste do Rio Grande do Sul (Rio Chuí), incluindo as áreas oceânicas como os montes submarinos do Ceará, o Atol das Rocas (Rio Grande do Norte), o Arquipélago Fernando de Noronha (Pernambuco) e o Arquipélago Trindade e Martin Vaz (Espírito Santo) (SOLEDADE; ALMEIDA, 2013). Entretanto, a verdadeira diversidade brasileira para o gênero ainda se encontra subestimada (ALMEIDA et al., 2014; SOLEDADE; ALMEIDA, 2013).

Os camarões deste gênero possuem ampla distribuição nos habitats marinhos e estuarinos tropicais e subtropicais, ocorrendo desde regiões entremarés até grandes profundidades (ANKER et al., 2006; CHACE, 1988). A maioria das espécies é predominantemente de ambientes marinhos, sendo pouquíssimas de água doce (CHACE, 1988; SOLEDADE; ALMEIDA, 2012; YEO; NG, 1996). São animais de hábito críptico, estritamente bentônicos, expondo-se muito pouco ao meio onde vivem (ANKER et al., 2006). Alguns representantes, como *A. saxidomus* HOLTHUIS, 1980 e *A. simus* GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1856, permanecem toda a sua vida presas em seus abrigos (KROPP, 1987; WEHRTMANN; ALBORNOZ, 2002).

Em muitas espécies, os indivíduos habitam no interior de galerias ou tocas construídas por eles próprios no substrato lamoso, arenoso ou em rochas (CHACE, 1988; CHRISTOFFERSEN, 1984). Outras, vivem abrigadas embaixo de rochas, cascalhos, entulhos, troncos em putrefação e dentro do corpo de outros animais como esponjas, corais vivos ou mortos (ANKER, 2012; ANKER et al., 2006; SANTOS et al., 2012). Nas comunidades onde fazem parte, é comum estabelecerem associações, a princípio, mutualística com outras espécies de animais como peixe da família Gobiidae, cnidários, ctenóforos, moluscos, poliquetas, anêmonas, esponjas e vários outros crustáceos decápodes (ANKER et al., 2007a,

2007b, 2008a, 2008b; BAUER, 2004; CRIALES, 1984; YANAGISAWA, 1984; KARPLUS, 1987).

Apesar da possibilidade de associação com vários animais, estudos comportamentais *ex situ* com algumas espécies de *Alpheus* revelaram que machos e fêmeas são extremamente territorialistas, exibindo fortes interações agonísticas inter e intraespecífica na defesa do abrigo, obtenção de presas e na proteção/disputa por parceiro sexual (HUGHES et al., 2014; NOLAN; SALMON, 1970; RAHMAN et al., 2003). Nestas interações, machos e fêmeas usam o seu quelípodo, um apêndice com morfologia adaptada para lançar uma bolha de ar cuja implosão emite um som de estalo, que ao atingir a vítima pode paralisá-la ou matá-la (VERSLUIS et al., 2000; ANKER et al., 2006; ANKER, 2008). Devido ao som peculiar emitido, estas espécies foram popularmente denominadas de camarão-de-estalo.

Outra característica comportamental observada em várias espécies de *Alpheus*, também observada em outros gêneros de Alpheidae, é a monogamia social entre macho e fêmea, os quais compartilham e protegem o mesmo abrigo por tempo indeterminado, geralmente excedendo em mais de um evento reprodutivo (CORREA; THIEL, 2003; MATHEWS, 2002b; RAHMAN et al., 2003). Contudo, há indícios de que a monogamia pode ser rompida quando o número de indivíduos do sexo oposto disponível no ambiente é alto, ou quando abandonar o abrigo em busca de outros acasalamentos possui um baixo custo e não é perigoso (KONWILTON, 1980; MATHEWS, 2002b; 2003). Especula-se que o comportamento agonístico acentuado é um dos fatores que pode ter contribuído para evolução da monogamia social como a melhor estratégia de acasalamento (HUGHES et al., 2014).

Dentro de Alpheidae, *Alpheus* é o táxon mais estudado quanto à taxonomia e sistemática, ao comportamento e a ecologia. Dentre estas, a taxonomia e sistemática são as áreas com maior número de artigos publicados, contribuindo com novas descrições e redefinições de espécies, solucionando impasses em linhagens crípticas (ALMEIDA et al., 2013; ANKER et al., 2006; MATHEWS, 2006; MATHEWS; ANKER, 2009). Graças a estes estudos, o número de pesquisas ecológicas cresceu nos últimos doze anos, com destaque para as realizadas no Brasil, principalmente as relacionadas à biologia de populações.

Ao longo destes anos, foram publicados no Brasil dez estudos ecológicos com sete espécies de *Alpheus* – *A. angulosus* MCCLURE, 2002, *A. armillatus* H. MILNE EDWARDS, 1837, *A. buckupi* ALMEIDA, TEROSSI, ARAÚJO-SILVA; MANTELATTO, 2013, *A. brasileiro* ANKER, 2012, *A. carlae* ANKER, 2012, *A. estuariensis* CHRISTOFFERSEN, 1984, *A. cf. heterochaelis* SAY, 1818 e *A. nuttingi* (Schmitt, 1924) (BARROSO et al., 2018; COSTA-SOUZA et al., 2014, 2017; MOSSOLIN et al., 2006; PAVANELLI et al., 2008, 2010; PES-

CINELLI et al., 2016; 2018; RODRIGUES et al., 2009; SOLEDADE et al., 2017, 2018). As populações estudadas pertencem a São Paulo (Sudeste do país) e Bahia e Sergipe (Nordeste). Em linhas gerais, os principais aspectos ecológicos analisados foram: a estrutura populacional, o sistema de pareamento e a produção de embriões.

No que tange à estrutura populacional, os tópicos avaliados foram: a distribuição de frequência de jovens, adultos, fêmeas (ovígeras e não-ovígeras), a densidade populacional, a razão sexual, a longevidade, maturidade morfológica e o recrutamento ao longo de um ano de coleta (BARROSO et al., 2018; COSTA-SOUZA et al., 2017; MOSSOLIN et al., 2006). O sistema de pareamento foi avaliado com base na estrutura populacional, utilizando-se como critérios a frequência de indivíduos pareados e solitários, a condição ovígera das fêmeas e o nível de dimorfismo sexual entre machos e fêmeas (BARROSO et al., 2018; COSTA-SOUZA et al., 2014; PESCHINELLI et al., 2017; SOLEDADE et al., 2018). Por fim, na produção de embriões, foram investigados a fecundidade, o volume dos embriões nos três estágios de desenvolvimento embrionário, a proporção de aumento dos embriões, a razão biomassa dos embriões e biomassa corpórea (investimento reprodutivo), e a correlação fecundidade *versus* tamanho das fêmeas (COSTA-SOUZA et al., 2014; PAVANELLI et al., 2008, 2010; PESCHINELLI et al., 2017; SOLEDADE et al., 2017).

Apesar do crescente interesse em estudar este fascinante grupo, a realização de pesquisas ecológicas ainda é pouco frequente, principalmente quando se compara com número de pesquisas desenvolvidas com outros grupos de crustáceos decápodes ou camarões da mesma infraordem (Caridea) e, sobretudo, considerando a grande riqueza e diversidade do táxon em si.

No Brasil, apesar da ampla distribuição das espécies em quase toda costa, só foram estudadas populações de três Estados brasileiros. Esta disparidade, provavelmente, deve-se à dificuldade de coleta, pois são camarões de hábito críptico, por não serem espécies de interesse econômico e, até mesmo, ao pouco conhecimento da existência de espécies e/ou populações ao longo da costa brasileira. Além destes pontos, há poucos especialistas brasileiros com a família/gênero, concentrando-se expressivamente em São Paulo e, mais recentemente, em Recife (Pernambuco).

Algumas espécies como *A. angulosus*, *A. bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878, *A. carlae*, *A. estuariensis*, *A. nuttingi* e *A. buckupi* são extremamente abundantes na região mesolitorânea brasileira, estando, provavelmente, entre a fauna mais representativa de crustáceos decápodes (COSTA-SOUZA et al., 2017; SOLEDADE; ALMEIDA, 2013). Nos ambientes estuarinos, *A. estuariensis* é um dos crustáceos mais importantes no processo de bioturbação da

planície lamosa dentre os organismos classificados como engenheiros ecossistêmicos (COSTA-SOUZA et al., 2017). Em campo, são visíveis as numerosas galerias construídas por *A. estuariensis*. Além disso, é a espécie mais utilizada como iscas artesanais por pescadores locais (COSTA-SOUZA et al., 2014, 2017).

Os ambientes marinhos, principalmente os costeiros, há muito vêm sofrendo com a crescente descaracterização de suas áreas naturais. No Brasil, as grandes densidades demográficas encontram-se justamente no litoral (IBGE, 2010), que é sensivelmente desprotegido pelos vieses das legislações pobremente executadas e largamente negligenciadas. A urbanização desordenada, a implantação de cultivos de animais exóticos e a criação de Portos são os principais impactos nos manguezais, estuários e mar costeiro (ALMEIDA et al., 2015; FARRAPEIRA, 2010; NEVES; MUEHE, 2008).

Uma das áreas alvo do presente estudo, a Praia do Paraíso (município do Cabo de Santo Agostinho), faz parte de um dos maiores complexos industriais portuários do Brasil, o complexo de SUAPE. Após a instalação e operação de SUAPE, vários estudos ambientais revelaram o impacto negativo na fauna local (COSTA et al., 2013; FARRAPEIRA, 2010), um deles registrou a introdução de uma espécie exótica de Alpheidae (*Athanas dimorphus* ORTMANN, 1894) originário do Indo-Pacífico (ALMEIDA et al., 2015). Os impactos negativos causados pela introdução de espécies exótica nas comunidades marinhas próximas a regiões portuárias são bem documentados na literatura, pois afetam a dinâmica populacional de muitas espécies nativas, levando ao deslocamento de nicho até a extinção local (FARRAPEIRA, 2010; LAMBERT, 2001).

Por estas razões, reconhece-se que pesquisas básicas populacionais devam ser desenvolvidas, pois são essenciais para se entender como as populações estão estruturadas e como as espécies estão se desenvolvendo em determinado habitat. Este estudo pretendeu ampliar o conhecimento ecológico-populacional das espécies de *Alpheus* e das populações que ainda não foram estudadas, como é o caso das que habitam no nordeste do país. Para isso, foram escolhidas as espécies *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi*, *A. carlae*, *A. estuariensis* e *A. nuttingi*.

Dentre as diversas espécies de *Alpheus* encontradas em Pernambuco, as seis espécies analisadas nesta tese são as mais abundantes, sendo facilmente encontradas nas regiões do entremarés, e, provavelmente, estão entre os crustáceos decápodos mais frequentes na comunidade marinha.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo geral

Investigar aspectos da biologia reprodutiva entre as estações seca e chuvosa e verificar as morfometrias em diferentes espécies de camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* da costa de Pernambuco.

1.1.2 Objetivos específicos

- i - Verificar a fecundidade entre as espécies e entres estações;
- ii - Estimar a relação entre fecundidade e tamanho das fêmeas de cada espécie;
- iii - Verificar o aumento do volume dos embriões entre os estágios de desenvolvimento embrionário e entre as estações;
- iv - Calcular o investimento reprodutivo (IR) em fêmeas entre as estações;
- v - Calcular o investimento energético alocado para o quelípodo maior em machos e fêmeas;
- vi - Identificar o dimorfismo sexual com base em morfometrias e alometrias;
- vii - Descrever a estrutura do pareamento para as espécies e verificar o sistema de acasalamento.

1.2 HIPÓTESES TESTADAS

(1) Existe diferenças na produção de embriões entre as estações seca e chuvosa em *A. estuariensis*, *A. buckupi*, *A. carlae*, *A. nuttingi*, *A. bouvieri* e *A. angulosus* residentes em Pernambuco, com fecundidade, volume de embriões e maior IR na estação chuvosa.

Tanto as fêmeas de *A. nuttingi* quanto as de *A. carlae* de São Paulo, sudeste do Brasil obtiveram nas estações mais quentes e chuvosas (primavera e verão, para a região) uma alta fecundidade, com embriões pouco volumosos e um IR alto. Isto porque as fortes chuvas aumentam o fluxo de nutrientes em direção ao oceano, propiciando aos indivíduos maior alocação energética para reprodução, e as altas temperaturas tendem a aumentar o metabolismo dos mesmos. Estes fatores, em conjunto, possibilitaram uma maior produção de ovos e um maior IR nestas populações. Já nas estações mais frias e secas (outono e inverno) a fecundidade foi menor, o volume de ovos maior e o I.R. menor (PAVANELLI et al., 2008; 2010), como resultado do menor influxo de nutrientes e de uma diminuição no metabolismo dos indivíduos

(2) Existe diferença na alocação energética para o desenvolvimento do quelípodo maior entre machos e fêmeas de *A. estuariensis*, *A. buckupi*, *A. carlae*, *A. nuttingi*, *A. bouvieri* e *A. angulosus*, com fêmeas, após a maturidade, investindo menos energia na constituição e manutenção do apêndice. Contrariamente, fêmeas imaturas podem investir na mesma proporção que machos imaturos na constituição do quelípodo.

O quelípodo maior é um apêndice imprescindível para a sobrevivência das espécies de *Alpheus*, sendo utilizado no comportamento agonístico, na construção e proteção de abrigos, na predação e nas disputas por parceiros sexuais (BAUER, 2004; HUGHES et al., 2014). A função e importância adaptativa deste apêndice são, em geral, as mesmas para machos e fêmeas frente às diversas situações citadas, porém, alguns estudos comportamentais evidenciaram que machos emitem estalos em maior frequência em disputas intraespecíficas com outros machos pelo acesso a fêmeas (HUGHES et al., 2014; RAHMAN et al., 2003; NOLAN; SALMON, 1970;). No entanto, a maioria dos estudos em que foram analisadas as biometrias deste apêndice mostrou que machos apresentam quelípodos, em média, mais robustos e maiores que os das fêmeas (BARROSO et al., 2018; FERNÁNDEZ-MUÑOZ; GARCÍA-RASO, 1987; HUGHES et al., 2014; PESCHINELLI et al., 2018). Esta diferença pode ser resultado da grande alocação energética para a produção de ovos em fêmeas após a maturidade sexual em detrimento da alocação energética para o crescimento do quelípodo maior.

(3) Existe diferença no crescimento alométrico das principais estruturas corpóreas entre machos e fêmeas de *A. estuariensis*, *A. buckupi*, *A. carlae*, *A. nuttingi*, *A. bouvieri* e *A. angulosus*, com o quelípodo dos machos desenvolvendo-se em maiores proporções e com as estruturas abdominais das fêmeas desenvolvendo-se em maiores proporções.

Machos e fêmeas de *Alpheus* tendem a apresentar o mesmo tamanho tanto na fase jovem quanto na adulta, não apresentando fortes dimorfismos sexuais, salvo quanto ao quelípodo maior que pode ser mais robusto em machos e a pleura do segundo somito abdominal, que pode ser mais alargada em fêmeas (BARROSO et al., 2018; FERNÁNDEZ-MUÑOZ; GARCÍA-RASO, 1987, PESCHINELLI et al., 2018).

(4) Existência de sistema de acasalamento monogâmico, com formação de pares heterossexuais nas populações de *A. estuariensis*, *A. buckupi*, *A. carlae*, *A. nuttingi*, *A. bouvieri* e *A. angulosus* de Pernambuco.

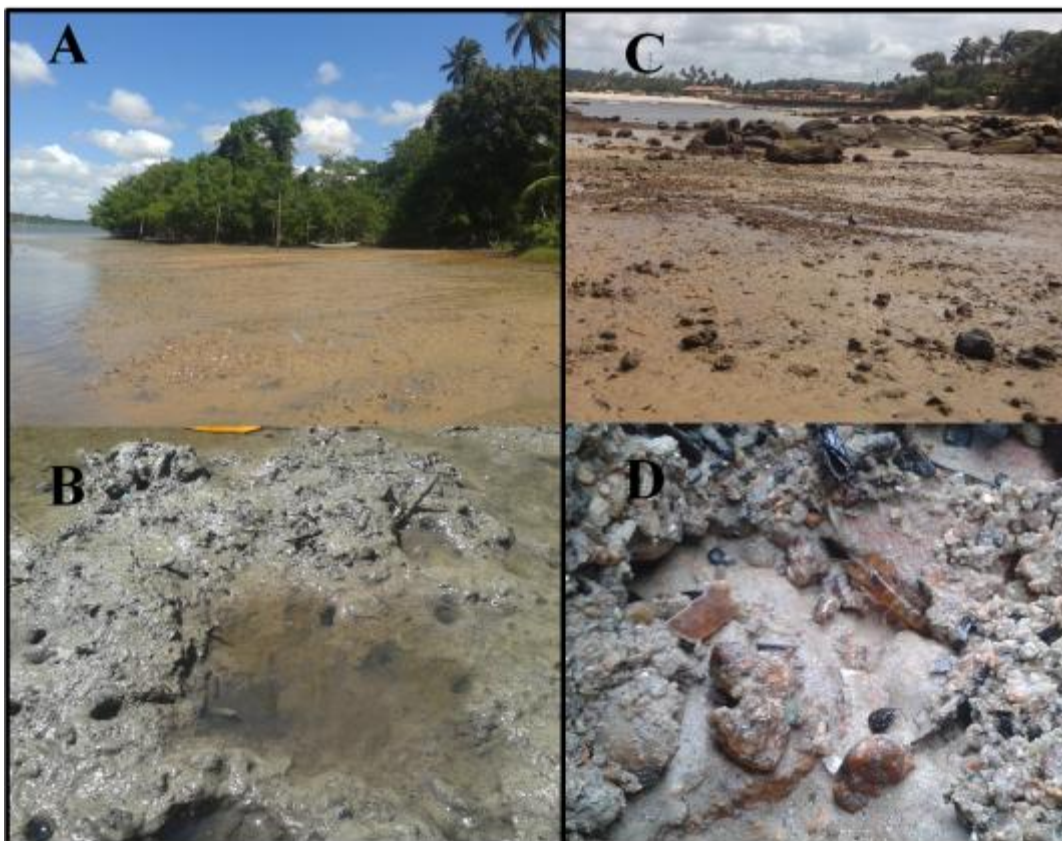
As espécies de *Alpheus* estudadas até o momento quanto ao sistema de acasalamento foram encontradas em pares de macho e fêmea, e a grande maioria é classificada como monogâmica (CORREA; THIEL, 2003).

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREAS DE ESTUDO

As amostragens de *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* e *A. nuttingi*, e de alguns exemplares de *A. buckupi* foram realizadas na Praia do Paraíso (8°21'S 34°57'W), município do Cabo de Santo Agostinho, litoral Sul de Pernambuco, nordeste do Brasil. A praia encontra-se dentro da Baía do porto de Suape, um dos maiores complexos industriais portuários do Brasil. A planície de praia é formada por um extenso substrato areno-argiloso, com vários afloramentos rochosos soltos, dispostos sobre o sedimento, na qual se observa uma rica e diversa biota bêntica composta por algas, esponjas, poliquetas e vários outros taxa (Figura 1CD). As amostragens de *A. estuariensis* e *A. buckupi* foram realizadas no estuário do Rio Paripe, município de Itamaracá, litoral Norte de Pernambuco (7°48'S 34°51'W) (Figura 1AB), onde compreende uma vasta área de manguezal formada principalmente por *Rhizophora mangle*, com 7.9 ha de superfície lamosa exposta, possuindo uma grande diversidade de crustáceos decápodos (SANTOS; COELHO, 2001).

Figura 1 – *Alpheus* sp. Área de amostragem do estuário do rio Paripe, município de Itamaracá, Pernambuco (A). Tocas de *Alpheus estuariensis* (B). Área de amostragem da Praia do Paraíso, município do Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco (C). Abrigo de *Alpheus bouvieri* D).



Fonte: Renata Lima (A e B) (2016) e Fenanda Dias (C e D) (2017).

2.2 PROCEDIMENTOS DE AMOSTRAGEM

As amostragens foram realizadas em quatro campanhas, com intervalo de 6 meses, contemplando dois períodos chuvosos (Agosto de 2015 e 2016) e dois secos (Fevereiro de 2016 e de 2017), nas duas localidades distintas da costa Pernambucana. O esforço de coleta foi de 4 horas/dia com quatro pessoas coletando, em dois dias por localidade, totalizando 8 horas. Todas as coletas aconteceram em períodos de maré seca de sizígias.

Para as espécies de praia, *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* e *A. nuttingi*, a procura de indivíduos deu-se por levantamento de blocos soltos no substrato areno-argiloso e posterior reposição dos blocos. Quando presentes, os camarões foram capturados manualmente ou com puçás, acondicionados individualmente em sacos plásticos com água do ambiente, etiquetados e congelados em freezers no laboratório.

Os indivíduos de *A. estuariensis*, que se encontravam no interior de galerias construídas no sedimento lamoso do estuário, foram capturados usando uma bomba de PVC (50 mm

de diâmetro e 70 cm de comprimento), sendo estabelecidas cinco sucções por galeria. O sedimento succionado foi despejado em peneiras com malha 1.8 mm e posteriormente peneirado para visualização dos camarões. Os espécimes de *A. buckupi* foram coletados embaixo de troncos em putrefação, em associações com esponjas estuarinas ou após passar a peneira em entulhos no sedimento. Após a coleta, foram adotados os mesmos procedimentos usados para as espécies coletadas no ambiente de praia.

2.3 PROCEDIMENTOS EM LABORATÓRIO

As espécies foram confirmadas utilizando a chave de identificação de Soledade e Almeida (2012). O sexo foi verificado com base na presença (em macho) ou ausência (em fêmea) do *appendix masculina* no segundo par de pleópodos ou de ovos incubados no abdome no caso das fêmeas sob estereomicroscópio. Todos os camarões foram fotografados com câmara digital acoplada ao estereomicroscópio e suas partes corpóreas foram mensuradas utilizando o programa computacional Image J, 1.51n (RASBAND, 2012).

O comprimento da carapaça, o comprimento, largura e altura do própodo do quelípodo maior, a largura da pleura do segundo somito abdominal e a largura do esternito do segundo somito abdominal foram as medidas obtidas. Além destas, foram mensurados o diâmetro menor (d1) e maior (d2) dos embriões.

Os embriões foram retirados dos pleópodos abdominais das fêmeas com pincel, contados com contador analógico manual e classificados quanto ao estágio de desenvolvimento embrionário. A classificação seguida foi a proposta por Whertmann (1990), a qual determina três estágio de desenvolvimento: Estágio Inicial (I), sem evidência dos olhos e vitelo ocupando 75-100% do volume dos embriões; Estágio Intermediário (II), olhos vestigiais, vitelo ocupando cerca de 50-75% do volume; Estágio Final (III), olhos bem desenvolvidos, vitelo ocupando 25-50% do volume. As porcentagens de vitelo em cada estágio foram estabelecidas por Mossolin et al. (2006).

Cada camarão teve seu quelípodo retirado a partir da inserção da base, os corpos e os respectivos quelípodos foram colocados em recipientes artesanais de folhas de alumínio previamente pesados em balança de precisão de quatro casas decimais e marcados para posterior identificação. Em seguida, foram secos à estufa à temperatura de 70°C por 48 horas e, novamente, pesados para obtenção do peso seco. Após a pesagem, as partes corpóreas foram incineradas em mufla à 475°C por 5 horas e obtido o peso de cinzas. A biomassa foi calculada usando o Peso Seco menos o Peso de Cinzas (peso seco livre de cinzas). Ao final, foram obti-

das duas medidas de biomassa: a biomassa do corpo inteiro (corpo + quelípodo) e a biomassa do quelípodo. O mesmo procedimento foi realizado para obtenção da biomassa dos embriões, com algumas exceções: temperatura de 70°C por 24 horas e pesados em balança de precisão de sete casas decimais.

3 ESTRUTURAÇÃO DOS RESULTADOS

Os resultados desta tese estão estruturados em três capítulos. Cada capítulo está no formato de artigo e contempla abordagens ecológicas correlatas visando facilitar a leitura e entendimento dos assuntos e dos objetivos pré-estabelecidos no projeto. Os Capítulos 1 e 3 foram confeccionados de acordo com as normas da revista *Zoologischer Anzeiger*, pretendendo-se agilizar o processo de publicação após a defesa. O capítulo 2 foi confeccionado nas normas da revista científica *Thalassas*. As normas podem ser visualizadas nos sites abaixo:

Zoologischer Anzeiger:

<https://www.elsevier.com/journals/zoologischer-anzeiger/0044-5231?generatepdf=true>;

Thalassas: Na international Journal of Marine Sciences

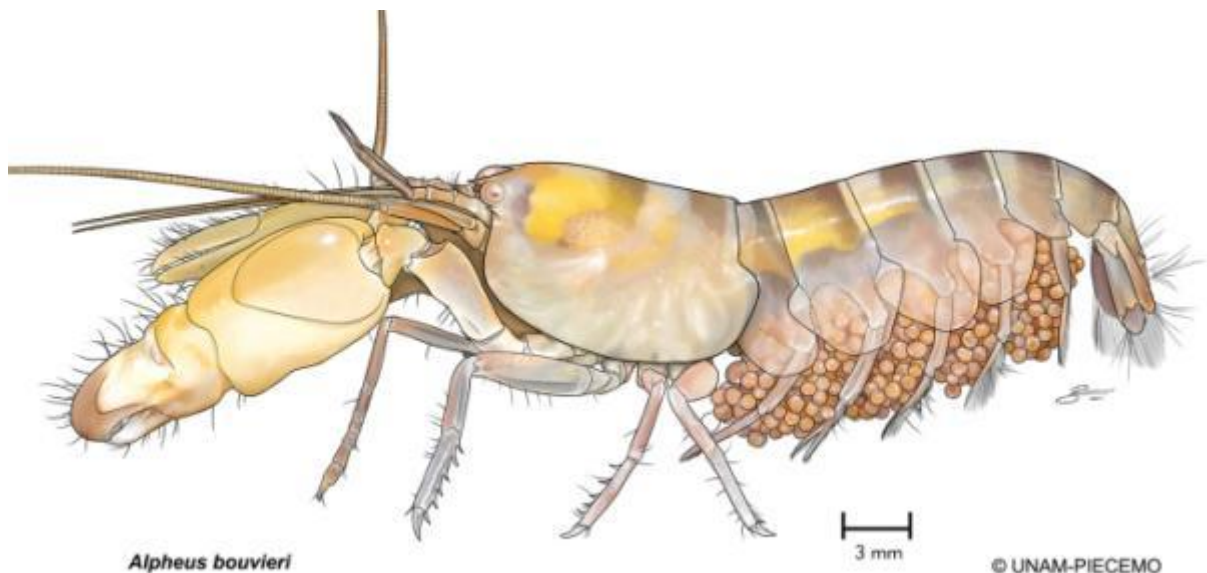
https://www.springer.com/earth+sciences+and+geography/journal/41208?detailsPage=pltpci_3030751

O Capítulo 1, intitulado de **“Estratégia reprodutiva em espécies de camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 (Crustacea: Alpheidae): maturidade sexual, produção de embriões e alocação energética”**, aborda aspectos da biologia reprodutiva apenas em fêmeas. Neste estudo, são apresentados e discutidos resultados sobre a maturidade sexual, produção de embriões (fecundidade, volume do embrião, aumento do volume ao longo do desenvolvimento embrionário e investimento reprodutivo – proporção biomassa de embriões sobre biomassa fêmea) e a alocação energética para o quelípodo maior entre fêmeas ovígeras e não ovígeras. Além disso, os dados de produção de embriões foram analisados em duas estações (seca e chuvosa).

O Capítulo 2, intitulado de **“Growth, sexual maturity and dimorphism in six species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae)”**, foi submetido à revista científica *Thalassas*. O artigo encontra-se aceito com revisões, que já estão sendo corrigidas. Nele, foram analisados a maturidade sexual morfológica, as possíveis diferenças morfológicas entre os sexos, como se dá o crescimento corpóreo dos indivíduos utilizando o crescimento relativo e as estratégias de alocação energética em termos de biomassa corpórea. Os resultados foram comparados entre as seis espécies, considerando a condição de simpatria.

Por fim, o capítulo 3, intitulado de **“Social monogamy in five species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea: Alpheidae): an populational approach”** está em processo de revisão do inglês para ser submetido à revista científica *Zoologischer Anzeiger*. O objetivo principal foi verificar o sistema de acasalamento desenvolvido em cinco espécies a partir da estrutura populacional. A frequência com que os indivíduos são encontrados (solitários, pares e em grupo), a condição reprodutiva das fêmeas observadas em pares e o dimorfismo sexual baseado no tamanho corpóreo e do quelípodo foram os indicadores populacionais testados, fundamentado em outros estudos publicados com crustáceos. Não foi possível verificar estes aspectos em *A. buckupi*. A forma como estes camarões abrigam-se e o modo de coleta não nos permitiram identificar os pares e os solitários.

Estratégia reprodutiva comparada em seis espécies de camarões-de-estalo do gênero Alpheus Fabricius, 1798 (Crustacea: Alpheidae): maturidade sexual, produção de embriões e alocação energética



Estratégia reprodutiva em espécies de camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 (Crustacea: Alpheidae): maturidade sexual, produção de embriões e alocação energética

Costa-Souza, AC*¹; Souza, JRB² & Almeida, AO¹

¹Laboratório de Biologia de Crustáceos & ²Laboratório de Comunidades Marinhas, Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Centro de Biociências, Departamento de Zoologia. Avenida Professor Moraes Rêgo, 1235, Cidade Universitária. 50670-901 Recife, Pernambuco, Brazil.

*Autor correspondente: accostabio@yahoo.com.br

RESUMO

A maturidade sexual, a fecundidade, o volume embrionário e o investimento reprodutivo (IR) foram comparados espécies de *Alpheus* de ambiente de praia e estuário. *Alpheus angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* e *A. nuttingi* coletados na Praia do Paraíso, e *A. buckupi* e *A. estuariensis* no estuário do Rio Paripe, litoral de Pernambuco, serviram como modelos para se conhecer aspectos da reprodução. Aspectos que podem influenciar na fecundidade, como o tamanho da fêmea (comprimento da carapaça e medidas abdominais da pleura e esternito) além da alocação energética para o quelípodo também foram analisados. As coletas aconteceram nas estações chuvosa (Agosto 2015 e 2016) e seca (Fevereiro 2016 e 2017), no mesolitoral, nos períodos de marés baixas de sizígias. Os resultados demonstraram que as seis espécies tornam-se maduras em tamanhos diferentes, não havendo uma relação direta entre tamanho das fêmeas e maturidade, que a fecundidade esteve positivamente correlacionada com o comprimento da carapaça e com a largura da pleura e esternito. A quantidade de embriões produzidos foi semelhante em *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi* e *A. carlae*, contudo o seu volume foi diferente entre estas espécies. Não houve diminuição significativa da fecundidade e nem perda de embriões ao longo do desenvolvimento embrionário em *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi* e *A. nuttingi*, porém, em todas as espécies, o volume embrionário aumenta mais de 50% do estágio inicial ao final. A fecundidade e o IR não foram diferentes entre as estações seca e chuvosa na maioria das espécies. Contudo, o volume foi maior na estação chuvosa em *A. car-*

lae e na seca em *A. buckupi* e *A. estuariensis*. A condição ovígera interferiu na quantidade de energia alocada para o desenvolvimento do quelípodo, com as fêmeas portando embriões apresentando menor razão biomassa quelípodo/corpo. Os resultados apresentados indicaram que existem similaridades em determinados aspectos reprodutivos. Contudo, diferenças observadas provavelmente favorecem a coexistência e a pode reduzir a competição entre as espécies estudadas.

Palavras-chave: Crustacea, Biomassa, Quelípodo, Simpatría, Períodos seco e chuvoso.

INTRODUÇÃO

A reprodução é um evento biológico chave no ciclo de vida dos crustáceos decápodos, pois é fundamental para a continuidade das populações e para a existência das espécies (Sastri, 1983). Das diversas linhas de pesquisas dentro da biologia reprodutiva, a produção de embriões é um dos principais aspectos investigados em decápodos (Bauer, 1991; Bauer and Abdalla, 2000; Oliveira et al. 2018; Rebolledo et al. 2014). A fecundidade, o volume dos embriões em cada estágio de desenvolvimento embrionário e a razão entre biomassa de embriões e a biomassa corpórea das fêmeas ovígeras (denominada de investimento reprodutivo – I.R.) são aspectos usualmente avaliados e que permitem detectar o potencial reprodutivo de uma população ou espécie e o custo energético empregado na reprodução (Anger and Moreira, 1998; Clarke, 1993; Clarke et al. 1991; Lardies et al. 2008; Soledade et al. 2017).

Na maioria dos camarões carídeos existe uma forte correlação positiva entre a fecundidade e o tamanho corporal da fêmea, indicando aumento do número de embriões na medida em que a fêmea cresce, resultando em máxima produção de oócitos em indivíduos maiores (Anger and Moreira, 1998; Bilgin and Samsun, 2006; Corey and Reid, 1991; Oliveira et al. 2018). Esta tendência gera implicações ecológicas e conservacionistas cruciais, principalmente para espécie de interesse econômico, uma vez que a pesca excessiva de indivíduos menores pode acarretar a diminuição do potencial reprodutivo populacional e, até mesmo, a extinção local de espécies. Além disso, estas informações geram subsídio às normas que estabelecem tamanhos mínimos para espécies de importância pesqueira.

A qualidade e quantidade de embriões produzidos não são apenas resultados dos fatores intrínsecos da espécie (como os genéticos), mas são fortemente influenciados por fatores ambientais (salinidade, temperatura, nutrientes disponível, chuvas, etc.) (Clarke et al. 1991; Lardies and Wehrtmann, 2001; Terossi et al. 2010). Estes fatores, com destaque para a temperatura e disponibilidade de nutrientes, são responsáveis pela variedade de estratégias reprodutivas intraespecíficas ao longo do gradiente de distribuição da espécie e pelas similaridades interespecíficas sob as mesmas condições ambientais, resultando em uma grande diversidade de estratégias existentes em decápodos (Clarke et al. 1991; Lardies and Wehrtmann, 2001; Terossi et al., 2010; Wehrtmann et al. 2003).

Os camarões do gênero *Alpheus* são o mais diverso e rico taxa pertencente à família Alpheidae, constando atualmente com 310 espécies descritas no mundo, sendo 33 destas ocorrentes na costa brasileira (De Grave and Fransen, 2011; Salgado-Barragán et al. 2017; Soledade and Almeida, 2013). São espécies predominantemente de ambientes marinhos e estuari-

nos das regiões tropicais e subtropicais (Soledade and Almeida, 2013). O Número de pesquisas sobre a biologia reprodutiva com *Alpheus* no Brasil cresceu nos últimos dez anos.

Provavelmente, esta expansão seja fruto do aumento de estudos taxonômicos com o gênero e com família Alpheidae (Anker and De Grave, 2012; De Grave and Fransen, 2011; Soledade and Almeida, 2013), proporcionando o conhecimento das espécies e localidades onde ocorrem. As populações de algumas espécies marinhas, encontradas no entremarés, são abundantes e de fácil coleta, proporcionando estudos populacionais (Costa-Souza, observações pessoais). Contudo, apesar do crescente interesse em pesquisas com o grupo, desconhece-se a biologia reprodutiva de muitas espécies e populações.

O objetivo deste estudo foi conhecer e comparar estratégias de produção de embriões, como a fecundidade, volume dos embriões, razão entre a biomassa embrionária e a biomassa corpórea (I.R.), existência de correlação entre a fecundidade e tamanho corpóreo em fêmeas de seis espécies de dos camarões-de-estalo *Alpheus*: *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi*, *A. carlae*, *A. estuariensis* e *A. nuttingi* em duas localidades no nordeste brasileiro. Além disso, foi verificada a maturidade sexual e a alocação energética para o quelípodo maior entre fêmeas ovígeras e não-ovígeras.

Com estes dados, foram testadas as hipóteses de existência de diferenças na produção de embriões entre a estação seca e chuvosa, e de existência de diferenças na alocação energética (em termos de biomassa) na manutenção do quelípodo maior em fêmeas ovígeras e não-ovígeras.

A primeira hipótese fundamenta-se em estudos realizados com populações de *A. nuttingi* e *A. carlae* de São Paulo (sudeste do Brasil) (Pavanelli et al. 2008, 2010). Para estas espécies foram observadas diferenças na produção de embriões entre as estações mais quentes e chuvosas (primavera e verão, para a região) e estações mais frias e secas (outono e inverno). *Alpheus nuttingi* e *A. carlae* obtiveram fecundidade e IR altos nas estações mais quentes e chuvosas. Para a região, no período de chuvas, ocorre aumento do fluxo de nutrientes nas águas do ambiente, propiciando maior alocação energética para reprodução, e as altas temperaturas tendem a aumentar o metabolismo dos mesmos. Diferentemente, nas estações mais frias e secas, a fecundidade e o I.R foram menores nas duas espécies, como resultado do menor influxo de nutrientes e, possivelmente, da diminuição do metabolismo dos indivíduos.

A segunda hipótese testada e que ainda não foi avaliada em espécies de *Alpheus*, visou esclarecer se realmente a produção de embriões “interfere” no desenvolvimento da biomassa do quelípodo em fêmeas, e quanto de energia é alocada tanto para os embriões quanto para o quelípodo.

Esta hipótese foi baseada em um estudo comportamental em laboratório realizado com *A. angulosus* e *A. heterochaelis* (Hughes et al. 2014). No estudo, os autores analisaram, além de vários outros aspectos comportamentais e morfológicos entre machos e fêmeas, a existência de diferença no tamanho do quelípodo de defesa entre fêmeas ovígeras e não ovígeras das espécies. Os resultados mostraram que em *A. angulosus* o quelípodo das ovígeras foi bem menor, levando os autores a considerar que o custo em manter grandes quelípodos e produzir embriões pode ser muito alto, porém, elas também precisam do apêndice para defesa (Hughes et al. 2014).

MATERIAL & MÉTODOS

1. Área do estudo

Fêmeas de *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* e *A. nuttingi* foram coletadas na Praia do Paraíso (8°21'29.1"S 34°57'00.0"W), Município do Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco. Já as fêmeas de *A. estuariensis* e *A. buckupi* foram coletadas no estuário do Rio Paripe (7°48'38.0"S 34°51'22.1"W), Município de Itamaracá, Pernambuco. O regime pluviométrico da costa pernambucana é marcado por um período seco (mais curto) e um chuvoso (mais longo) (Cordeiro et al. 2018). As temperaturas médias anuais de 2015 e 2016 foram 25°C (mínima) e 30°C (máxima), com amplitude térmica de 5°C (APAC). As precipitações anuais acumuladas máximas foram 259.9 mm (2015) e 505.4 mm (2016), e mínimas 4.4 mm (2015) e 2.4 mm (2016) (Fig. 1).

2. Procedimentos de coleta

Quatro coletas em intervalos de 6 meses foram realizadas, sendo duas na estação seca (Fevereiro/2016 e Fevereiro/2017) e duas na chuvosa (Agosto/2015 e Agosto/2016). As amostragens aconteceram nos períodos de marés baixas de sizígias, no entremarés, com esforço amostral de 4 horas com quatro pessoas coletando. As fêmeas de *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* e *A. nuttingi* foram capturadas sob rochas utilizando puçás ou à mão. *Alpheus buckupi* foi coletado com peneiras de malha 1.5 mm, as quais foram passadas no solo lamoso, em meio às conchas de ostras, folhiço, ou sob troncos em putrefação e em esponjas estuarinas.

Fêmeas de *A. estuariensis* foram coletados de suas galerias em sedimento lamoso com bomba de sucção de PVC com 50 mm de diâmetro e 70 cm de comprimento, sendo padroni-

zado 5 sucções por galeria observada. A cada sucção, o sedimento foi despejado em peneira com malha 1.5 mm e peneirado para visualização dos camarões. Os camarões foram colocados em sacos plásticos com água do ambiente, devidamente separados e etiquetados, e congelados em freezers no laboratório.

3. Procedimentos laboratoriais

No laboratório, as espécies foram identificadas utilizando a chave de identificação de Soledade e Almeida (2013). Todas as fêmeas e seus respectivos embriões, quando presentes, foram fotografadas com câmara digital acoplada ao estereomicroscópio. As fotos foram processadas no programa computacional Image J, 1.51n (Rasband, 2012) e obtidas as medidas de Comprimento da Carapaça (CC) – medida da ponta do rostro até a região posterolateral da carapaça; largura da pleura (LPl) – medida na altura da porção mesial da pleura; largura do segundo esternito (LE) – medida da porção ventro-lateral, e diâmetro menor e maior dos embriões.

Os embriões foram retirados dos pleópodos abdominais das fêmeas com pincel, contados com contador analógico manual e classificados quanto ao estágio de desenvolvimento embrionário. A classificação seguida foi a proposta por Wehrtmann (1990), o qual determina três estágios de desenvolvimento: Estágio Inicial (I), sem evidência dos olhos e vitelo ocupando 75-100% do volume dos embriões; Estágio Intermediário (II), olhos vestigiais, vitelo ocupando cerca de 50-75% do volume; Estágio Final (III), olhos bem desenvolvidos, vitelo ocupando 25-50% do volume. As porcentagens de vitelo em cada estágio foram estabelecidas por Mossolin et al. (2006).

Algumas fêmeas carregavam ovos de tamanho pequeno e coloração esbranquiçada, provavelmente recém liberados, talvez ainda infertilizados. Devido à impossibilidade de classificá-los, esses ovos foram utilizados apenas nas inferências sobre a maturidade sexual e a alocação energética em função do quelípodo.

Após as fotografias, os quelípodos foram retirados junto ao ponto de articulação com corpo de cada camarão. Os corpos e os respectivos quelípodos foram colocados em formas feitas com papel alumínio, devidamente identificadas por espécie, e pesadas em balança de precisão (com 4 casas decimais). Posteriormente, as formas contendo os camarões foram colocadas em estufa à temperatura de 70°C por 48 horas. Em seguida, os corpos e quelípodos foram pesados na mesma balança para obtenção do peso seco (P.S. = Peso do camarão ou quelípodo seco na forma – Peso da forma). Após a pesagem, os corpos e os quelípodos foram incinerados em mufla à 475°C por 5 horas e obtido o peso de cinzas (P.C. = Peso das cinzas

na forma – peso da forma). A biomassa (Peso Seco Livre de Cinzas) foi calculada usando o Peso Seco menos o Peso de Cinzas ($B = P.S. - P.C.$). Ao final, foram obtidas duas medidas de biomassa: a biomassa do corpo inteiro (B.C.) (corpo + quelípodo) e a biomassa do quelípodo (B.Q.). As fêmeas que estavam sem apêndices, com o quelípodo em regeneração e eram de tamanho muito pequeno (cujo peso não pôde mensurado na balança) não foram utilizadas para o cálculo da biomassa.

As massas de embriões do estágio inicial de desenvolvimento das respectivas fêmeas foram colocadas em formas de alumínio, previamente pesadas em balança de precisão de 7 casas decimais e levadas à estufa com temperatura de 70°C por 24 horas. Após a secagem, os embriões foram pesados na mesma balança para obtenção da biomassa.

4. Análises estatísticas

A maturidade sexual das fêmeas por espécie foi estimada de duas maneiras: maturidade individual e o tamanho médio da primeira maturação (CC50%). A maturidade individual foi obtida a partir da fêmea ovígera de menor CC. O tamanho médio da primeira maturação (CC50%) representa o comprimento da carapaça em que 50% das fêmeas observadas estão ovígeras. Para a análise, intervalos de classes de CC com 0.5 mm de amplitude foram criados, e a frequência relativa por classe de CC de todas as fêmeas ovígeras, foi calculada e construída a curva de maturação ajustada conforme a equação logística $y = 1/(1 + \exp [-(a + Bcc)])$, usando o método da soma dos quadrados (Vazzoler, 1996).

A existência de relações entre o CC e a fecundidade (baseada em fêmeas com embriões em estágio I), LPl e fecundidade e LE e fecundidade por estações foi verificada utilizando teste de correlação de Pearson. Posteriormente, foi aplicado teste de análise de covariância (ANCOVA) a fim de verificar diferenças entre as estações. Possíveis diferenças nas fecundidades médias das fêmeas apresentando embriões entre os três estágios de desenvolvimento embrionário foram verificadas aplicando teste de Análise de Variância one-way (ANOVA) e teste de Tukey *a posteriori* a fim de constatar existência de perdas de ovos ao longo do desenvolvimento embrionário.

De cada massa de embriões, nos três estágios de desenvolvimento, 15 embriões foram separados e as medidas diâmetro menor (d1) e maior (d2) obtidas para o cálculo do volume embrionário. A fórmula do volume usada foi $v = 1/6 \times \pi \times (d1)^2 \times d2$ (onde, v = volume do embrião em milímetros cúbicos; d1 = diâmetro menor e d2 = diâmetro maior), proposta por Bauer (1991). Diferenças entre valores médios dos volumes entre os estágios de desenvolvimento foram verificadas aplicando teste de Análise de Variância one-way (ANOVA) e teste

de Tukey *a posteriori*. O aumento do volume (%) entre os estágios de desenvolvimento embrionários foi calculado usando regra de três, fixando como 100% de aumento o volume médio no estágio I, comparando as diferenças no aumento entre os estágios I, II e III.

O investimento reprodutivo (I.R.) foi calculado utilizando a razão biomassa do corpo (B.C.) das fêmeas ovígeras pela biomassa dos embriões (B.E.) em estágio inicial (B.C./B.E.) (Clarke et al. 1991).

Diferenças entre fecundidades médias, volumes médios dos embriões, I.R. e alocação energética de fêmeas com embriões no estágio I foram verificadas entre as estações seca e chuvosa, aplicando o teste de Análise de Covariância e teste de Tukey *a posteriori*.

A alocação energética em função do quelípodo foi obtida a partir da razão entre biomassa do quelípodo (B.Q.) e a biomassa do corpo (B.C.), fórmula adaptada de Clarke et al. (1991), e comparada entre as fêmeas ovígeras e não ovígeras a fim de verificar diferenças na alocação entre as duas condições reprodutivas.

Os dados de CC foram testados quanto à normalidade utilizando-se o teste Shapiro-Wilk (S-W) e os devidos testes estatísticos foram aplicados. A probabilidade de significância utilizada nos testes foi $p = 0.05$.

RESULTADOS

Foi coletado um total de 165 fêmeas de *A. angulosus*, 233 fêmeas de *A. bouvieri*, 274 fêmeas de *A. buckupi*, 231 fêmeas de *A. carlae*, 539 fêmeas de *A. estuariensis* e 195 fêmeas de *A. nuttingi*. O CC médio das fêmeas de *A. angulosus*, *A. buckupi* e *A. carlae* apresentaram CC similares entre si, fêmeas de *A. bouvieri* foram as menores e de *A. estuariensis* foram as maiores dentre as seis espécies (ANOVA – one way $F = 60.42$, $p > 0.001$; teste de Tukey *a posteriori* $p > 0.001$ e $P < 0.001$) (ver Tabela 1).

A menor fêmea ovígera foi observada em *A. bouvieri* e *A. carlae*, ambas com 2.5 mm de CC, a maior foi *A. nuttingi* com 6.2 mm de CC. *Alpheus bouvieri* foi a que obteve menor valor de CC50% (4.8 mm) e *A. nuttingi* foi a de maior valor (9.3 mm) (Fig. 2) (Tabela 1).

Tabela 1 – Número total de fêmeas ovígeras e não-ovígeras, comprimento médio da carapaça (CC) e desvio padrão (D.P), tamanho da maturidade individual e Cc médio da maturidade. Letras iguais indicam similaridades entre os tamanhos. Medidas em milímetros (mm).

Espécies	Número de Ovígeras	Número de Não-ovígeras	CC (Média $\pm$ D.P.)	CC da Maturidade individual	CC50% (Maturidade)
----------	--------------------	------------------------	-----------------------	-----------------------------	--------------------

					morfológica)
<i>A. angulosus</i>	93	72	6.6 ± 1.8 (a)	4.1	6.1
<i>A. bouvieri</i>	166	67	5.5 ± 1.3 (b)	2.5	4.8
<i>A. buckupi</i>	105	169	6.3 ± 2.1 (a)	3.3	7.0
<i>A. carlae</i>	90	141	6.4 ± 2.0 (a)	2.5	6.7
<i>A. estuariensis</i>	283	256	8.3 ± 2.6 (c)	4.5	8.2
<i>A. nuttingi</i>	59	139	7.4 ± 3.1 (d)	6.2	9.3

A fecundidade foi positivamente correlacionada com o CC e com as duas medidas abdominais (CPI e LE) nas seis espécies, com o número de embriões produzidos aumentando na medida em que aumenta o tamanho da fêmea (Fig. 3).

Alpheus nuttingi foi a espécie com maior fecundidade média (344 ± 244 embriões) (Tabela 2). As fecundidades médias das fêmeas carregando embriões em estágio I de *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi* e *A. carlae* não apresentaram diferenças significativas entre si (ANCOVA – one way; Teste de Tukey *a posteriori*, comparações entre os tratamentos $p > 0.001$), mas diferiram das fecundidades de *A. estuariensis* e *A. nuttingi* (ANCOVA – one way; Teste de Tukey *a posteriori*, $p < 0.001$), que, por sua vez, também diferiram entre si ($p > 0.001$).

De modo contrário, os volumes dos embriões (estágio I) de *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi* e *A. carlae* foram significativamente diferentes entre si (ANOVA – one way; Teste de Tukey *a posteriori*, entre os tratamentos $p < 0.001$). Já os volumes entre *A. estuariensis* e *A. bouvieri*, e entre *A. nuttingi* e *A. carlae* não diferiram (ANOVA – one way; Teste de Tukey *a posteriori*, $p > 0.001$) (Tabela 2).

A fecundidade média entre os três estágios de desenvolvimento embrionário não diferiu em *A. bouvieri* e *A. buckupi*. Diferentemente, em *A. angulosus*, *A. carlae*, *A. estuariensis* e *A. nuttingi* a fecundidade média diferiu entre o estágio I e II, e I e III (Tabela 2).

Em *A. angulosus*, *A. buckupi*, *A. carlae* e *A. estuariensis*, o volume médio dos embriões foi diferente entre os três estágios (Tabela 2). Já em *A. bouvieri* e *A. nuttingi*, não houve diferença significativa entre os estágios I e II, porém, os volumes nestes estágios foram diferentes do estágio III. A maior porcentagem de incremento total do aumento foi observada em *A. buckupi* (166.6%) e a menor foi em *A. bouvieri* (62.5%).

Tabela 2 – Fecundidade, volume e aumento do embrião nos três estágios de desenvolvimento nas seis espécies *Alpheus* Fabricius, 1798 da Costa de Pernambuco, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças entre as médias e iguais indicam similaridades; [letra] = comparações entre as espécies no estágio I. Mín.= mínimo; Máx.= máximo; D.P. = desvio padrão; ANCOVA (Análise de Covariância – One-way) ANOVA (Análise de variância).

Espécies	Estágio	Indivíduos	Fecundidade		Análise	Volume do embrião	Análise	Aumento do volume
		n	Mín – Máx.	Média/DP		Média/DP		%
<i>A. angulosus</i>	I	67	15 – 471	135 ± 99 [a] a	ANCOVA $F = 14.5$ $p > 0.05$	0.09 ± 0.03 [a] a	ANOVA $F = 456.9$ $p < 0.05$	66.6 I – II
	II	15	36 – 213	97 ± 53 b		0.15 ± 0.05 b		13.3 II – III
	III	10	31 – 145	84 ± 44 b		0.17 ± 0.04 c		88.9 Total
<i>A. bouvieri</i>	I	63	10 – 444	104 ± 79 [a] a	ANCOVA $F = 0.75$ $p > 0.05$	0.08 ± 0.04 [b] a	ANOVA $F = 147.1$ $p < 0.05$	-
	II	29	11 – 269	86 ± 65 a		0.08 ± 0.03 a		62.5 II – III
	III	65	16 – 287	84 ± 48 a		0.13 ± 0.07 b		62.5 Total
<i>A. buckupi</i>	I	40	157 – 124	157 ± 124 [a] a	ANCOVA $F = 0.45$ $p > 0.05$	0.06 ± 0.02 [c] a	ANOVA $F = 400.6$ $p < 0.05$	66.6 I – II
	II	17	114 – 60	114 ± 60 a		0.10 ± 0.02 b		60 II – III
	III	24	129 – 69	129 ± 69 a		0.16 ± 0.07 c		166.6 Total
<i>A. carlae</i>	I	56	7 – 328	127 ± 74 [a] a	ANCOVA $F = 11.4$ $p < 0.05$	0.10 ± 0.05 [d] a	ANOVA $F = 302.7$ $p < 0.05$	60 I – II
	II	12	10 – 211	72 ± 65 b		0.16 ± 0.05 b		62.5 II – III
	III	12	4 – 191	61 ± 51 b		0.26 ± 0.13 c		160 Total
<i>A. estuariensis</i>	I	126	31 – 542	241 ± 122 [b] a	ANCOVA $F = 3.18$ $p < 0.05$	0.08 ± 0.03 [b] a	ANOVA $F = 495.7$ $p < 0.05$	75 I – II
	II	34	39 – 516	142 ± 103 b		0.14 ± 0.05 b		50 II – III
	III	47	21 – 613	173 ± 132 b		0.21 ± 0.10 c		162.5 Total
<i>A. nuttingi</i>	I	30	27 – 1218	344 ± 244 [c] a	ANCOVA $F = 6.24$ $p < 0.05$	0.11 ± 0.05 [d] a	ANOVA $F = 144.2$ $p < 0.05$	20 I – II
	II	12	23 – 517	213 ± 178 b		0.12 ± 0.05 a		40 II – III
	III	15	53 – 599	214 ± 157 b		0.20 ± 0.09 b		81.8 Total

Tabela 3 – Dados de fecundidade, volume dos embriões e investimento reprodutivo (I.R.) com embriões em estágio I entre a estação seca e chuvosa de fêmeas das seis espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 da Costa de Pernambuco, Brasil. D.P. = Desvio Padrão, n = número de indivíduos.

Espécies	Estação	n	Fecundidade	Teste	Volume em- briões	Teste	Investimento Re- produtivo	Teste
			Média/D.P.		Média/D.P.			
<i>A. angulosus</i>	Ch	22	132 ± 98 ^a	t = -0.42	0.09 ± 0.04 ^a	t = 707	0.07 ± 0.03 ^a	7% t = 2.35
	Se	45	138 ± 100 ^a	p > 0.005	0.10 ± 0.04 ^a	p > 0.005	0.06 ± 0.02 ^a	6% p > 0.005
<i>A. bouvieri</i>	Ch	28	101 ± 98 ^a	t = -0.14	0.08 ± 0.05 ^a	U = 688	0.10 ± 0.07 ^a	10% U = 1318
	Se	34	104 ± 53 ^a	p > 0.005	0.08 ± 0.02 ^a	p > 0.005	0.09 ± 0.05 ^a	9% p > 0.005
<i>A. buckupi</i>	Ch	17	198 ± 147 ^a	t = -1.72	0.05 ± 0.02 ^a	t = 7.83	0.07 ± 0.06 ^a	7% t = 0.31
	Se	22	126 ± 90 ^a	p > 0.005	0.06 ± 0.01 ^b	p > 0.005	0.07 ± 0.05 ^a	7% p > 0.005
<i>A. carlae</i>	Ch	33	114 ± 74 ^a	t = -1.28	0.11 ± 0.05 ^a	t = 7.09	0.11 ± 0.06 ^a	11% t = 2.27
	Se	25	143 ± 70 ^a	p > 0.005	0.08 ± 0.04 ^b	p < 0.005	0.07 ± 0.05 ^b	7% p < 0.005
<i>A. estuariensis</i>	Ch	69	199 ± 124 ^a	t = -1.17	0.07 ± 0.03 ^a	t = 12.4	0.06 ± 0.05 ^a	6% t = 0.29
	Se	57	174 ± 109 ^a	p > 0.005	0.10 ± 0.03 ^b	p < 0.005	0.06 ± 0.04 ^a	6% p > 0.005
<i>A. nuttingi</i>	Ch	18	322 ± 183 ^a	t = 0.57	0.12 ± 0.04 ^a	U = 414	0.07 ± 0.05 ^a	7% t = 0.44
	Se	12	377 ± 311 ^a	p > 0.005	0.11 ± 0.02 ^a	p > 0.005	0.08 ± 0.04 ^a	8% p > 0.005

A fecundidade média entre as estações chuvosa e seca não diferiu nas seis espécies (Tabela 3). Entre as espécies coletadas na Praia do Paraíso, local com águas de maior salinidade, *A. angulosus*, *A. bouvieri* e *A. nuttingi*, o volume médio dos embriões também não diferiu entre as estações, com exceção de *A. carlae*, que apresentou maior volume na estação chuvosa. Nas obtidas no estuário, *A. buckupi* e *A. estuariensis*, o volume médio foi maior na estação seca (Tabela 3). Com relação ao investimento reprodutivo, não houve diferença significativa no IR entre as duas estações em *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi*, *A. estuariensis* e *A. nuttingi*. *Alpheus carlae* foi a única espécie com maior IR na estação chuvosa (Tabela 3).

Nas seis espécies, os valores médios da razão entre a biomassa do quelípodo e a biomassa corpórea foram maiores nas fêmeas não ovígeras, indicando que nesta fase há uma maior alocação energética para o desenvolvimento/manutenção do quelípodo (Tabela 3).

Tabela 3 – Valores médios das razões entre biomassa do quelípodo (BQ) e a biomassa corpórea (BC) das fêmeas ovígeras e não ovígeras das seis espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 da Costa de Pernambuco, Brasil. s = significativo valor de $p < 0.005$.

Espécies	Investimento no quelípodo (BQ/BC)		Test t
	Não-Ovígera	Ovígera	
	Média ± Desvio Padrão	Média ± Desvio Padrão	
<i>A. angulosus</i>	0.29 ± 0.17	0.21 ± 0.04	t = 4.35s
<i>A. bouvieri</i>	0.37 ± 0.10	0.31 ± 0.08	t = 3.94s
<i>A. buckupi</i>	0.26 ± 0.08	0.22 ± 0.04	t = 4.65s
<i>A. carlae</i>	0.27 ± 0.11	0.21 ± 0.05	t = 4.38s
<i>A. estuariensis</i>	0.26 ± 0.10	0.23 ± 0.04	t = 3.57s
<i>A. nuttingi</i>	0.40 ± 0.16	0.19 ± 0.06	t = 9.37s

DISCUSSÃO

O tamanho que corresponde à maturidade sexual das fêmeas de *Alpheus* foi bastante variável, mesmo para as espécies *A. angulosus*, *A. buckupi* e *A. carlae* cujas fêmeas possuíam tamanhos (CC) similares entre si. Estes resultados indicam a existência de estratégias reprodutivas diferentes, sinalizando momentos distintos de maturação, apesar de serem espécies filogeneticamente muito próximas e estarem submetidas aos mesmos fatores ambientais, pois são populações simpátricas (*A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* e *A. nuttingi* da Praia do Paraíso, e *A. buckupi* e *A. estuariensis* do estuário do Rio Paripe).

A temperatura e a disponibilidade de nutrientes são os principais fatores ambientais que influenciam o desenvolvimento gonadal e o crescimento dos caracteres morfológicos essenciais para reprodução em fêmeas de crustáceos decápodos como as estruturas abdominais, as cerdas ovígeras, o receptáculo seminal e os gonóporos (Bauer, 2004; Hartnoll, 2001; Raviv et al. 2008; Sganga et al. 2016). A sazonalidade destes fatores é responsável pela existência de tendências e, até mesmo, pela sincronia reprodutiva inter e intraespecíficas em muitas comunidades marinhas (Hartnoll, 2001; López-Martínez et al. 2003; Raviv et al. 2008; Sastry, 1983). Contudo, as espécies têm suas particularidades adaptativas, desenvolvendo a estratégia de vida mais vantajosa que reflete na reprodução e tempo de maturidade.

Presume-se que a energia investida em reprodução e crescimento tenha sido diferente entre as espécies de *Alpheus*, uma vez que pelo menos três das seis foram de tamanhos diferentes entre si e entre, o que pode ter influenciado no tamanho da maturidade sexual. Isto pode ser constatado ao analisar os resultados de crescimento relativo entre as fases jovens e adultas destas mesmas espécies, o qual demonstrou diferenças nas taxas de crescimento das estruturas corpóreas (Costa-Souza et al. dados não publicados). Por outro ângulo, as diferenças na maturidade sugerem a existência de estratégia de vida e reprodutiva diferenciadas entre as seis espécies.

Nas seis espécies, a fecundidade e o tamanho da carapaça foram fortemente correlacionados, indicando aumento no potencial reprodutivo (em número de embriões) na medida em que aumenta o tamanho das fêmeas. Esta relação tem sido reiteradamente observada em *Alpheus*, como nas populações de *A. carlae* (São Paulo e Bahia), *A. buckupi* (Bahia), *A. nuttingi* (São Paulo), *A. brasileiro* (São Paulo), *A. estuariensis* (Bahia), *A. euphrosyne* (Índia), *A. heterochaelis*, *A. normanni* e *A. armilatus* (EUA e México) (Costa-Souza et al. 2014; Corey and Reid, 1991; Harikrishnan et al. 2010; Mossolin et al. 2006; Pavanelli et al. 2008, 2010; Pescinelli et al. 2016; Soledade et al. 2017).

Biologicamente, esta correlação decorre de dois pontos-chave: aumento da capacidade de produção de oócitos e aumento do espaço abdominal para assegurar a crescente massa de embriões. Em carídeos, diversos estudos têm se referido muito à questão da maior disponibilidade de espaço abdominal, uma vez que o crescimento da carapaça reflete o crescimento das estruturas componentes do abdome (Corey and Reid, 1991; Mossolin et al. 2006; Pavanelli et al. 2008, 2010). Entretanto, raros estudos testaram a questão do espaço com medidas do próprio abdomen (ver Oliveira et al. 2018). Alguns estudos relataram que a expansão da pleura e do esternito do segundo somito abdominal em camarões carídeos proporciona acomodação análoga a uma “câmara incubadora” que segura e protege os embriões (Bauer, 2004; Sganga et al. 2016).

Nas espécies de *Alpheus* estudadas, as relações entre as medidas abdominais (pleura e esternito do segundo somito abdominal) também demonstraram correlação positiva com aumento da fecundidade, semelhante ao observado no alfeídeo *Salmones carvachoi* (Oliveira et al. 2018), confirmando a importância destas estruturas no cuidado parental.

Os resultados de fecundidade revelaram que *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi* e *A. carlae* produzem quantidades similares de embriões. Em espécies congênicas, o tamanho têm sido um dos fatores relacionados ao número de embriões produzidos (Bauer, 1991; Corey and Reid, 1991; Harikrishnan et al. 2010; Soledade et al. 2018). Espécies maiores tendem a produzir mais embriões, comparadas às de pequeno tamanho (Bauer, 1991; Pavanelli et al. 2010; Soledade et al. 2018).

Dentre as espécies estudadas, *A. angulosus*, *A. buckupi* e *A. carlae* apresentaram tamanhos e fecundidades semelhantes, ao passo que *A. estuariensis* e *A. nuttingi* foram maiores (e de tamanhos diferentes entre si) e mais fecundas que as demais espécies. *Alpheus bouvieri* foi a menor, porém, apesar da fecundidade média ter sido similar a de *A. angulosus*, *A. buckupi* e *A. carlae* (espécies maiores), observa-se que a fecundidade média da espécie foi apenas levemente inferior a das demais. Diante disto, o conjunto dos resultados para as seis espécies fortalece o pressuposto apontado acima.

Contudo, outros fatores, como os genéticos e ambientais, são determinantes na fecundidade e não podem ser excluídos diante do contexto ecológico (Bauer, 1991; Hines, 1991; Lardies and Castilha, 2001). A literatura tem mencionado o efeito da variação dos fatores ambientais em diferentes latitudes sobre o tamanho dos indivíduos e a produção de embriões em carídeos marinhos do entremarés (Lardies and Wehrtmann 2001; Terossi et al. 2010, Lardies et al. 2008). Claramente, há uma tendência populacional de ordem inversa (fecundidade *versus* tamanho), com aumento do tamanho dos indivíduos, diminuição da fecundidade e aumen-

to do volume dos embriões em direção às altas latitudes, sendo o contrário em direção às regiões de baixas latitudes (Lardies and Wehrtmann 2001; Lardies et al. 2008; Wehrtmann et al. 2011). Além disso, distúrbios antrópicos locais podem influenciar diretamente na fecundidade independente do tamanho das espécies (Lardies et al. 2008; Mantelatto et al. 1999).

Logo, sugere-se que este pressuposto deva ser considerado apenas quando se trata de populações congênicas que vivem em mesma localidade/latitude, submetidas a fatores ambientais semelhantes.

Ao contrário da fecundidade, o volume inicial dos embriões produzidos em *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi* e *A. carlae* foi diferente entre estas espécies, enquanto que entre *A. estuariensis* e *A. bouvieri*, e entre *A. nuttingi* e *A. carlae* apresentaram volumes praticamente idênticos.

Em Decapoda, o volume (ou tamanho) inicial dos embriões é determinado, basicamente, pela quantidade de água absorvida e conteúdo orgânico (lipídios, carboidratos e proteínas) (Clarke, 1983, 1993; Kulkarni & Nagabhushanam, 1979; Lardies and Wehrtmann, 1997; Rodríguez-González et al. 2006; Wehrtmann and Graeve, 1998; Wehrtmann and Kattner, 1998). A salinidade do meio e o conteúdo inorgânico do ovo são os principais fatores (externos e internos, respectivamente) que regulam a absorção de água (potencial osmótico) pela membrana do ovo (Lardies and Wehrtmann, 1997; Wehrtmann and Kattner, 1998). A disponibilidade de nutrientes do meio e a variação de temperatura são responsáveis pela quantidade de matéria orgânica que é assimilada e metabolizada para a produção dos embriões (Wehrtmann and Kattner, 1998; García-Guerrero et al. 2003).

Possivelmente, a salinidade, os nutrientes do meio e a temperatura não sejam os fatores determinantes nas diferenças de volume observadas entre *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* e *A. nuttingi*, e entre *A. buckupi* e *A. estuariensis*, já que elas, como vivem em simpatria, estão sujeitas às mesmas condições abióticas. Uma possível explicação para as diferenças observadas seria a absorção de água diferencial (como resultado da diferença da composição inorgânica) e na quantidade energia assimilada pelas fêmeas destinada à produção de embriões.

Diferenças na quantidade de vitelo têm sido relacionada à duração do desenvolvimento embrionário e à fase em que as larvas eclodem. Grandes quantidades de vitelo permitem períodos prolongados de incubação, resultando na eclosão de larvas em fases mais avançadas (como decapoditos) (Thatje et al. 2004). Este tipo de estratégia tem sido interpretada como um mecanismo adaptativo de sincronia na liberação de larvas em regiões de curtos períodos

de produção primária/disponibilidade de alimentos, como acontece em altas latitudes geográficas (Thatje et al. 2003, 2004).

Outras espécies simpátricas de *Alpheus* também tiveram o volume do embrião diferente entre si, como *A. buckupi* e *A. carlae* da Bahia (Soledade et al. 2017), e *A. carlae* e *A. nuttingi* de São Paulo (Pavanelli et al. 2008, 2010). Contudo, ainda não se conhece o desenvolvimento larval destas espécies tanto quanto para as das espécies do presente estudo. A fim de solucionar estas lacunas no conhecimento, percebe-se a grande necessidade de estudos com a biologia das larvas relacionadas às condições abióticas do meio.

Em quatro das seis espécies, *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi* e *A. nuttingi*, não foi observada perda de embriões (diminuição da fecundidade) ao longo dos estágios de desenvolvimento embrionário. Nos camarões carídeos tais perdas são primariamente relacionadas ao aumento do volume dos embriões no decorrer do desenvolvimento, que reflete no aumento de toda massa embrionária suportada na região abdominal (Balasundaran and Pandian, 1982; Corey and Reid, 1991; Lardies and Wehrtmann, 1997). No caso das espécies estudadas, apesar do aumento no volume entre os três estágios, não foram observadas perdas significativas de embriões (ver Tabela 2). O mesmo foi observado nas populações de *A. carlae* (São Paulo), *A. buckupi* (Bahia), *A. estuariensis* (Bahia), *A. nuttingi* (São Paulo) e *A. brasileiro* (São Paulo) (Costa-Souza et al., 2014; Pavanelli et al. 2008, 2010; Pescinelli et al. 2016; Soledade et al. 2017).

Espaço abdominal suficientemente grande, o cuidado parental relacionado à permanência do macho no mesmo abrigo (junto da fêmea ovígera) e o hábito críptico das espécies associado a pouca motilidade das fêmeas quando ovígeras são explicações propostas para a manutenção dos embriões ao longo do desenvolvimento (Costa-Souza et al., 2014; Pavanelli et al. 2008, 2010; Pescinelli et al. 2016; Soledade et al. 2017). No caso das espécies de *Alpheus* aqui estudadas, acredita-se que estas também sejam as causas mais possíveis, considerando todo o contexto ecológico do grupo.

A porcentagem de aumento total do volume dos embriões foi bastante variada entre as espécies. Os embriões de *A. buckupi*, *A. carlae* e *A. estuariensis* tiveram aumento maior que o dobro, com valores muito próximos entre si. *Alpheus bouvieri* foi a que menos aumentou. Comparado às outras populações brasileiras de *Alpheus* já estudadas, *A. buckupi* (Bahia, 33% de aumento), *A. nuttingi* (São Paulo, 87%), *A. carlae* (São Paulo, 64.3%) e *A. estuariensis* (Bahia, 45%) tiveram um menor incremento de aumento do volume que as de Pernambuco (Costa-Souza et al. 2014; Pavanelli et al. 2008, 2010; Soledade et al. 2017).

O aumento da absorção de água em todo o período de incubação é um dos fatores fisiológicos mais importantes a explicar o volume embrionário (Lardies and Wehrtmann, 1997; Wehrtmann and Kattner, 1998). A água tem uma importância ímpar na proteção do embrião, agindo como um regulador interno contra as flutuações das variáveis abióticas externas, além de facilitar a eclosão larval (Lara and Wehrtmann, 2009; Wehrtmann and Lardies 1999; Pandian, 1970; Wehrtmann and Kattner, 1998).

Não foi observada, entre os períodos secos e chuvosos, variação no número de embriões produzidos nas seis espécies de *Alpheus* e no volume de *A. angulosus*, *A. bouvieri* e *A. nuttingi*. Por outro lado, o volume do embrião em *A. carlae*, *A. estuariensis* e *A. buckupi* parece ter sido afetado. *Alpheus estuariensis* e *A. buckupi* produziram embriões maiores na estação seca. Já os de *A. carlae* foram maiores na chuvosa.

Na população de *A. nuttingi* foi observada nítida diferença na fecundidade e volume embrionário, com os maiores valores no período chuvoso (Pavanelli et al. 2010). Essas diferenças foram relacionadas ao aumento da entrada de nutrientes devido às fortes chuvas e à passagem da corrente oceânica da Água Central do Atlântico Sul nesta época do ano para região, permitindo, assim, maior aporte nutricional para a produção de embriões (Pavanelli et al. 2010).

No mesmo período de coleta das espécies de *Alpheus*, foi realizado um estudo de monitoramento da biomassa fitoplanctônica e dos parâmetros hidrológicos na Baía de Suape (Pernambuco) (Cordeiro et al. 2018). De acordo com a pesquisa, os dados pluviométricos foram bem abaixo da média histórica devido ao fenômeno do El Niño, porém, o regime pluviométrico (no que se refere ao período seco e chuvoso) natural da região não foi afetado. No entanto, a salinidade, os nutrientes como o nitrato e fosfato, e a biomassa fitoplanctônica (clorofila-a mensurada) não variaram entre estes períodos (Cordeiro et al. 2018). É provável que estes fatores tenham relação com a manutenção da produção de embriões em *A. angulosus*, *A. bouvieri* e *A. nuttingi* nestes dois períodos. No caso de *A. carlae*, que é da mesma localidade, algum outro fator, que não pôde ser identificado neste estudo, pode ter influenciado no maior volume na estação chuvosa.

Por ocorrerem em ambiente de manguezal, espera-se que a produção embrionária de *A. estuariensis* e *A. buckupi* não seja afetada pela disponibilidade de nutrientes. Apesar de a fecundidade ter sido mantida entre os períodos secos e chuvosos, os embriões destas espécies tiveram seu maior volume na seca. A salinidade é um dos parâmetros que influencia no volume dos embriões, por regular a dinâmica osmótica, como mencionado acima. Espera-se que no período chuvoso ocorra uma diminuição da salinidade das águas estuarinas (Silva et al.

2009) e, talvez, como resposta, maior aumento do volume embrionário. Contudo, não foi o que aconteceu em *A. estuariensis* e *A. buckupi*. Além disso, nossos dados não nos permitem concluir precisamente sobre essas diferenças.

Apesar das diferenças no volume do embrião em três das seis espécies de *Alpheus* estudadas, o investimento reprodutivo (IR) na maioria delas (*A. angulosus*, *A. buckupi*, *A. bouvieri*, *A. estuariensis* e *A. nuttingi*) foi o mesmo nas duas estações. Apenas *A. carlae* teve um expressivo IR na estação chuvosa. As populações de *A. carlae* e *A. nuttingi* de São Paulo também tiveram maior investimento nesta estação, que foi relacionado com as condições favoráveis de nutrientes e temperatura do período em questão (Pavanelli et al. 2008, 2010).

Como os principais fatores ambientais não variaram entre o período seco e chuvoso na Praia do Paraíso, é previsto que o IR também não varie nas espécies de obtidas nesta localidade. Quanto às espécies obtidas no estuário do Rio Paripe, este resultado indica que possivelmente as diferenças no volume se devam ao aumento de água, que não interfere na biomassa seca dos embriões utilizada para esta análise. Logo, pode-se presumir que a disponibilidade de nutrientes, responsável pela dinâmica da biomassa corpo/embrião, não tenha variado significativamente entre as estações no manguezal do Rio Paripe.

Das espécies de *Alpheus* estudadas até o momento, o maior investimento reprodutivo observado foi de 44% em *A. saxidomus* Costa Rica (Wehrtmann and Graeve, 1998) e o menor foi de 4% em *A. carlae* da Bahia (Soledade et al. 2017). Mesmo existindo diferenças de IR entre as estações nas populações do presente estudo, observa-se que a variação está dentro do que já foi documentado para espécies do gênero (ver Soledade et al. 2017).

O investimento energético no quelípodo foi maior nas fêmeas não-ovígeras em todas as espécies estudadas. Isto demonstra que o quelípodo é um apêndice biologicamente importante para as fêmeas, uma vez que muita energia é despendida para o seu desenvolvimento – variando de 26% em *A. buckupi* a 40% da biomassa em *A. nuttingi* – contudo, ocorre uma significativa redução na alocação energética quando a fêmea está ovígera.

Após o alcance da maturidade sexual, boa parte da energia assimilada dos nutrientes é direcionada na vitelogênese do oócito que será utilizada pelo embrião em todo o seu desenvolvimento (Kulkarni and Nagabhushanam, 1979; Rodríguez-González et al. 2006). Manter igualmente dois processos concorrentes em termos energéticos (produção de oócitos e crescimento do quelípodo) seria um custo muito alto para as fêmeas de *Alpheus*. Por outro lado, deixar de alocar energia para o quelípodo, após a maturidade, custaria a sobrevivência das fêmeas, pois, ele tem a mesma função (predação, defesa e sinalização) e importância que o dos machos. Por fim, os achados no presente estudo complementam o estudo morfológico

realizado por Costa-Souza et al. (enviados para a publicação), trazendo fortes indícios que o dimorfismo quanto à robustez do quelípodo entre machos e fêmeas pode ser resultado da produção de embriões por parte das fêmeas, como o sugerido por Hughes et al. (2014) em *A. angulosus*.

CONCLUSÕES

Os dados de maturidade, volume do embrião e incremento de aumento ao longo dos estágios embrionários sugerem a existência de diferenças nas estratégias reprodutivas entre as espécies de *Alpheus*, apesar de estarem submetidas às mesmas condições ambientais. Contudo, a similaridade entre a fecundidade *A. angulosus*, *A. buckupi*, *A. bouvieri* e *A. carlae* e a existência de correlação positiva da fecundidade vs. tamanho em todas as espécies indicam convergências adaptativas, que podem estar relacionadas às pressões seletivas do meio. Resultados da fecundidade e IR entre as estações secas e chuvosas (principalmente em *A. angulosus*, *A. bouvieri* e *A. nuttingi*) revelaram que as chuvas em si não interferiram na produção de embriões e nem nos fatores ambientais relacionados à reprodução nas populações da Praia do Paraíso, e que o mais importante é considerar como se dá a dinâmica local destes fatores para as populações em estudo. É notório que o desenvolvimento do quelípodo demanda muita energia para as fêmeas, até mais que a reprodução, sendo provavelmente um dos principais fatores que influenciam na produção de embriões.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de Doutorado, à Universidade Federal de Pernambuco, ao Programa de pós-graduação em Biologia Animal pela possibilidade de execução da tese. À equipe do Laboratório de Crustáceos e do Laboratório de Comunidades Marinhas da UFPE. Também agradecemos ao Laboratório de Biofísica de Biomembranas e Células Tronco/Oleg Krasilnikov da UFPE pela concessão de uso da blanda de precisão e ao Laboratório de Cultivo de meiofauna marinha e ecotoxicologia da UFPE por manter os camarões conservados freezers.

REFERÊNCIAS

Anger, K., Moreira, G.S., 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical

- caridean shrimps. Journal Crustacean Biology 18 n 4.
- Anker, A., 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.
- Balasundaran, C.; Pandian, T.J., 1982. Eggs loss during incubation in *Macrobrachium nobilli* (Henderson & Mathai). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 59, 289 – 299.
- Bauer, R.T.; Abdalla, J.H., 2000. Patterns of brood production in the grass shrimp *Palaemonetes pugio* (Decapoda: Caridea). Invertebrate Reproduction and Development 38, 107–113.
- Bauer, R.T., 1991. Analysis of embryo production in a caridean shrimp guild from a tropical seagrass meadow. In Crustacean Egg Production, Crustacean Issues. Vol. 7. Edited by: Wenner A, Kuris.
- Bauer, R.T., 2004. Remarkable shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans, University of Oklahoma Press, Norman.
- Bilgin, S., Samsun, O., 2006. Fecundity and Egg Size of Three Shrimp Species, *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus*, and *Palaemon elegans* (Crustacea: Decapoda: Caridea), off Sinop Peninsula (Turkey) in the Black Sea. Turkish Journal of Zoology 30, 413 – 421.
- Clarke, A., Hopkins, C.C.E., Nilssen, E.M., 1991. Egg Size and Reproductive Output in the Deep-Water Prawn *Pandalus borealis* Kroyer, 1838. Functional Ecology 5, 724–730.
- Clarke, A., 1993. Reproductive Trade-Offs in Caridean Shrimps. Functional Ecology 7, 411–419.
- Cordeiro, I.A., Feitosa, F.A.N., Montes, M.J.F., Otsuka, A.Y., Silva, A.C., 2018. Environmental conditions of the Suape estuarine-port complex area (Pernambuco, Brazil): phytoplankton biomass and hydrological parameters. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 1–11.
<https://doi.org/10.1017/S0025315418000176>
- Corey, S., Reird, D.M., 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans I. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimp. Crustaceana 60, 1–20.
- Costa-Souza, A.C., Rocha, S.S., Bezerra, L.E.A., Almeida, A.O., 2014. Breeding and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. Journal of Crustacean Biology 35, 593–603.
<https://doi.org/10.1163/1937240X-00002258>

- De Grave, S., Fransen, C.H.J.M., 2011. Carideorum catalogus: The recent species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen* 85, 195–589.
- García-Guerrero, M., Villareal, H., Racotta, I.S., 2003. Effect of temperature on lipids, proteins, and carbohydrates levels during development from egg extrusion to juvenile stage of *Cherax quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 135, 147–154.
- Harikrishnan, M., Unnikrishnan, U., Maju, M.S., Greeshma, A.R.R., Kurup, B.M., 2010. Size at sexual maturity, egg number and reproductive output of the snapping shrimp *Alpheus euphrosyne euphrosyne* De Man, 1987. *Invertebrate Reproductive and Development* 54, 195–202.
- Hartnoll, R.G., 2001. Growth in Crustacea – twenty years on. *Hydrobiologia* 449, 111–122.
- Hines, A.H., 1991. Fecundity and reproductive output in nine species of *Cancer* crabs (Crustacea, Brachyura, Cancridae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 267–275.
- Hughes, M., Williamson, T., Hollowell, K., Vickery, R., 2014. Sex and Weapons: Contrasting Sexual Dimorphisms in Weaponry and Aggression in Snapping Shrimp. *Ethology: international journal of behavioural biology* 120, 1–13.
- Kulkarni, G.K., Nagabhushanam, R., 1979. Mobilization of organic reserves during ovarian development in a marine penaeid prawn, *Parapenaeopsis hardwickii* (Miers) (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Aquaculture* 18, 373–377.
- Lara, L.R., Wehrtmann, I.S., 2009. Reproductive biology of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.) (Decapoda: Palaemonidae) from Costa Rica, Central America. *Journal of Crustacean Biology* 29, 343–349.
- Lardies, M.A., Castilha, J.C., 2001. Latitudinal variation in the reproductive biology of the commensal crab *Pinnaxodes chilensis* (Decapoda: Pinnotheridae) along the Chilean coast. *Marine Biology* 139, 1125–1133.
- Lardies, M.A., Wehrtmann, I.S. 2001. Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast. *Ophelia* 55, 55–67.
- Lardies, M.A., Wehrtmann, I.S. 1997. Egg production in *Betaeus emarginatus* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Alpheidae): fecundity, reproductive output and chemical composition of eggs. *Ophelia* 49, 165–174.
- Lardies, M.A., Medina, M.H., Correa, J.A. 2008. Intraspecific biogeographic pattern

- breakage in the snapping shrimp *Betaeus emarginatus* caused by coastal copper mine tailings. Marine Ecology Progress Series 358, 203–210.
- López-Martínez, J., Arreguín-Sánchez, F., Hernández-Vázquez, S., García-Juárez, A.R., Valenzuela-Quíñonez, W. 2003. Interannual variation of growth of the brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis* and its relation to temperature. Fisheries Research 61, 95–105.
- Mantelatto, F.L., Avelar, W.E.P., Silva, D.M., Tomazelli, A.C., Lopez, J.L.C., Shuhama, T. 1999. Heavy Metals in the Shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Crustacea, Penaeidae) from Ubatuba Bay, São Paulo, Brazil. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology 62, 152–9.
- Mossolin, E.C., Shimizu, R.M., Bueno, S.L.S., 2006. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, southeastern Brazil. Journal of Crustacean Biology 26, 48–54.
- Oliveira, M.V., Costa-Souza, A.C., Mairano, R., Almeida, A.O. 2018. Fecundity, embryo size and embryo loss in the estuarine shrimp *Salmones carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Alpheidae) from a tidal mudflat in northeastern Brazil. Papéis Avulsos de Zoologia e20185845.
- Pavanelli, C.A.M., Mossolin, E.C., Mantelatto, F.L., 2008. Reproductive strategy of the snapping shrimp *Alpheus armillatus*, H. Milne-Edwards, 1837 in the South Atlantic: fecundity, egg features, and reproductive output. Invertebrate Reproduction and Development 52, 123–130.
- Pavanelli, C.A.M., Mossolin, E.C., Mantelatto, F.L., 2010. Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects on offspring performance in the snapping shrimp *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Alpheidae). Animal Biology 60, 237–247.
- Pescinelli, R.A., Davanzo, T.M., Costa, R.C., 2016. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. <https://doi.org/10.1017/S0025315416000904>
- Rasband, W. 2012. ImageJ: Image Processing and Analysis in Java. Astrophysics Source Code Library, 1, Article ID: 06013.
- Raviv, S., Parnes, S., Sagi, A., 2008. Coordination of reproduction and molt in decapods. In: Reproduction biology of crustaceans, case study of decapod crustaceans (E. Mente, ed.), pp. 365–390. Science Publishers, Enfield, NH.

- Rebolledo, P.R., Whertmann, I.S., Felder, D.L., Mantelatto F.L., 2014. Embryo production in the sponge-dwelling snapping shrimp *Synalpheus apioceros* (Decapoda, Alpheidae) from Bocas del Toro. *PanamaZooKeys* 457, 227–238.
- Rodríguez-González, H., García-Ulloa, M., Hernández-Llamas, A., Villarreal, H., 2006. Effect of dietary protein level on spawning and egg quality of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Aquaculture* 257, 412–419.
- Salgado-Barragán, J., Ayón-Parente, M., Zamora-Tavares, P., 2017. New records and description of two new species of carideans shrimps from Bahía Santa María-La Reforma lagoon, Gulf of California, Mexico (Crustacea, Caridea, Alpheidae and Processidae). *ZooKeys* 671, 131–153.
- Sastry, A.N., 1983. Ecological aspects of reproduction. In: *The Biology of Crustacea. Environmental Adaptations* 8, 179–270.
- Sganga, D.E., Piana, L.R.F., Greco, L.S.L., 2016. Sexual dimorphism in a freshwater atyid shrimp (Decapoda: Caridea) with direct development: a geometric morphometrics approach. *Zootaxa* 4196, 120–128.
- Silva, A.M.A., Barborsa, J.E.L., Medeiros, P.R., Rocha, R.M., Lucena-Filho, M.A., Siza, R.M., 2009. Zooplankton (Cladocera and Rotifera) variations along a horizontal salinity gradient and during two seasons (dry and rainy) in a tropical inverse estuary (Northeast Brazil). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 4, 226–238.
- Soledade, G.O., Almeida, A.O., 2013. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. *Nauplius* 21, 89–122.
- Soledade, G.O., Santos, P.S., Pescinelli, R.A., Costa, R.C., Almeida, A.O., 2017. Embryo Production of Two Sympatric Snapping Shrimps of the Genus *Alpheus* (Caridea: Alpheidae) from Northeastern Brazil: a Comparative Approach. *Thalassas* 33, 1–8.
- Thatje, S., Lovrich, G.A., Anger, K., 2004. Egg production, hatching rates, and abbreviated larval development of *Campylonotus vagans* Bate, 1888 (Crustacea: Decapoda: Caridea), in subantarctic waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 301, 15–27.
- Thatje, S., Calcagno, J.A., Lovrich, G.A., Sartoris, F.J., Anger, K., 2003. Extended hatching periods in the subantarctic lithodid crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). *Helgoland Marine Research* 57, 110–113.

- Wehrtmann, I.S., 1990. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmitti* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). *Revista de Biología Tropical* 38, 327–329.
- Wehrtmann, I.S., Graeve, M. 1998. Lipid composition and utilization in developing eggs of two tropical marine caridean shrimps (Decapoda: Caridea: Alpheidae, Palaemonidae). *Comparative Biochemistry and Physiology - Part B* 121, 457–463.
- Wehrtmann, I.S., Kattner, G., 1998. Changes in volume, biomass, and fatty acids of development eggs in *Nauticaris magellanica* (Decapoda: Caridea): a latitudinal comparison. *Journal Crustacean Biology* 18, 413–422.
- Terossi, M., Wehrtmann, I.S., Mantelatto, F.L., 2010. Interpopulation Comparison of Reproduction of the Atlantic Shrimp Hippolyte Obliquimanus (Caridea: Hippolytidae). *Journal of Crustacean Biology* 30, 571–579.
- Wehrtmann, I.S., López, G.A., 2003. Effects of temperature on the embryonic development and hatchling size of *Betaeus emarginatus* (Decapoda: Caridae: Alpheidae). *Journal of Natural History* 37, 2165 – 2178.
- Wehrtmann, I.S., Trettin, I.M., Lizana-Moreno, C.A., Hernáez, P., Barrantes-Echandi, V., Mantelatto, F.L., 2011. Reproductive plasticity in *Petrolisthes armatus* (Anomura, Porcellanidae): A comparison between a Pacific and an Atlantic population. *Helgoland Marine Research* 66, 87–96.

FIGURAS

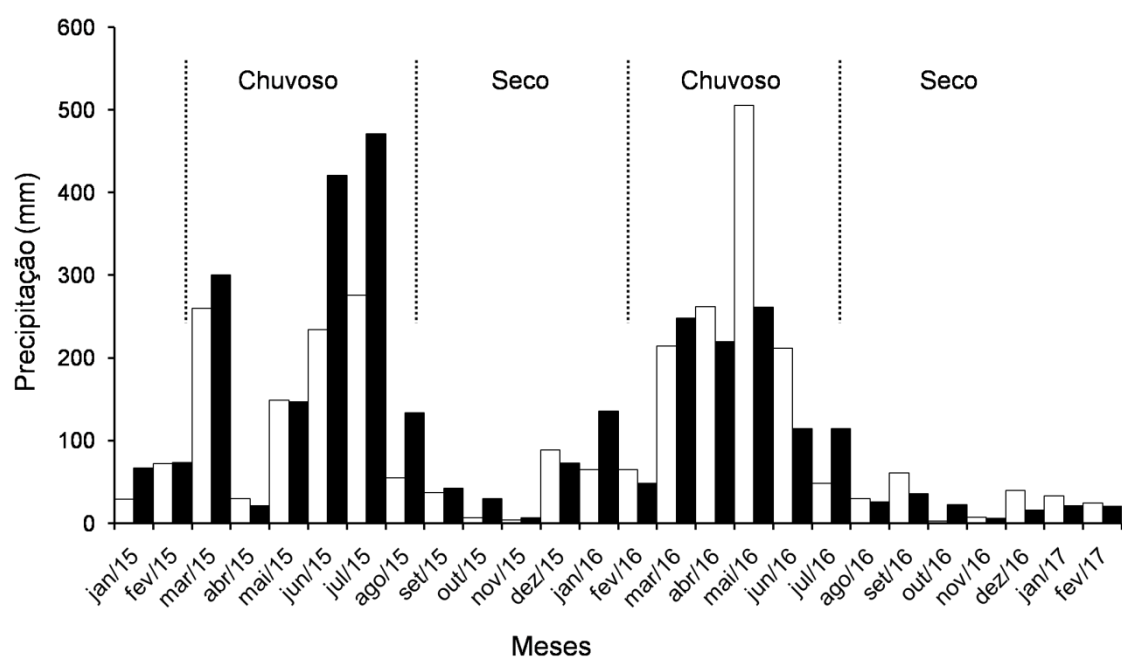


Figura 1. Dados de precipitação mensal das duas localidades estudadas na Costa de Pernambuco, Brasil. Barras brancas: Município de Itamaracá; barras pretas: Município do Cabo de Santo Agostinho.

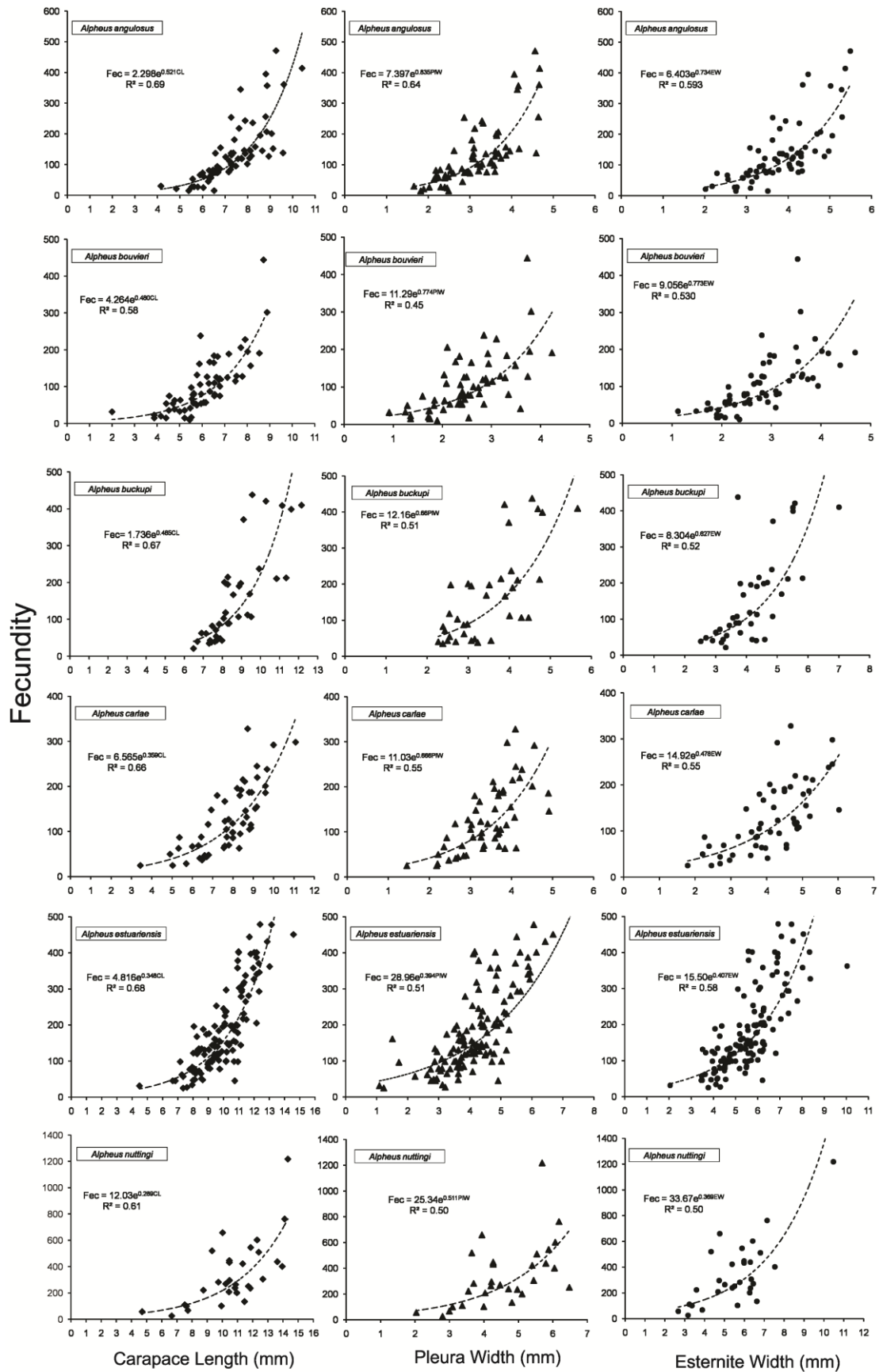


Figura 3. Correlações entre a fecundidade e comprimento da carapaça, e largura da pleura e esternito em fêmeas das seis espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 da Costa de Pernambuco, Brasil.

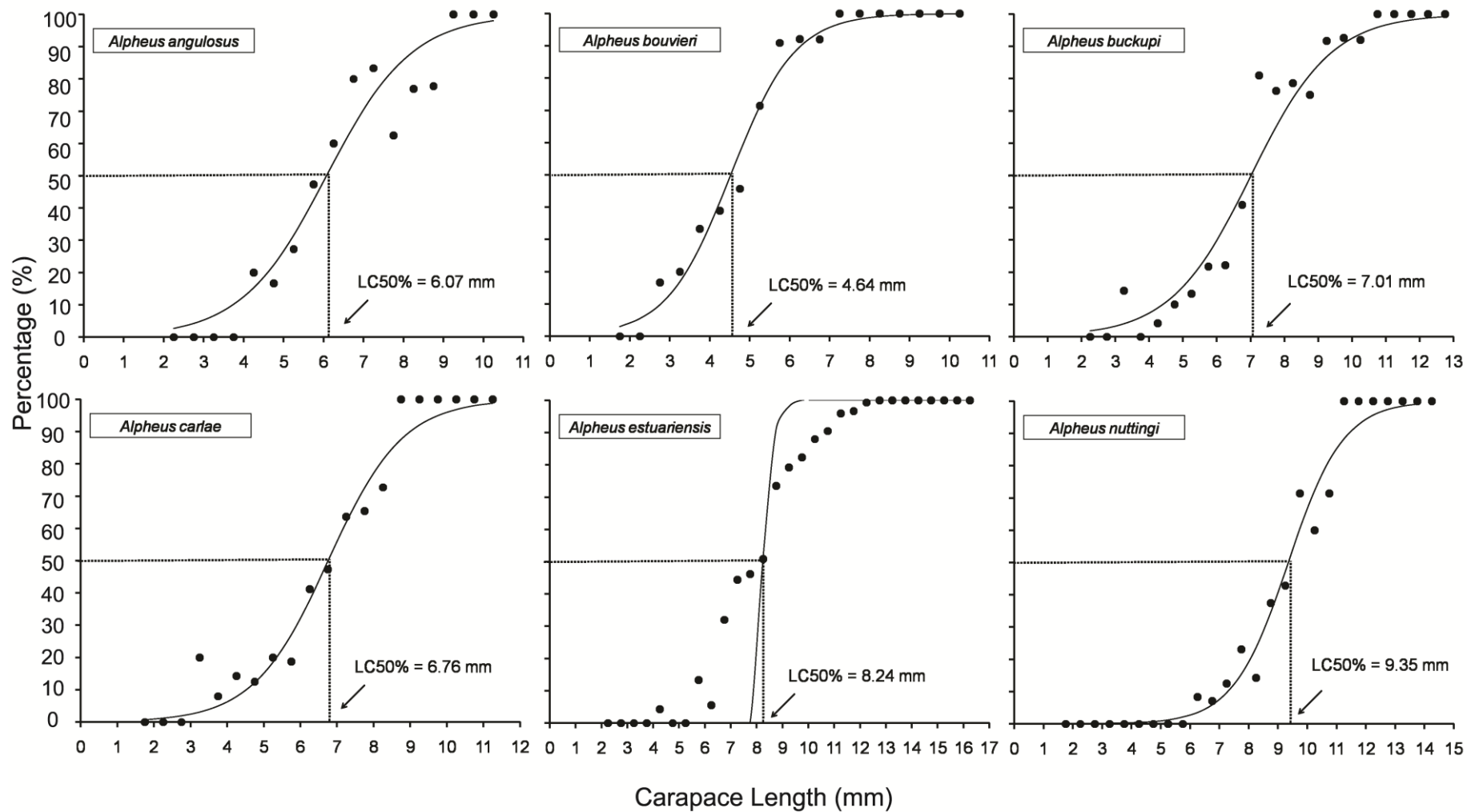
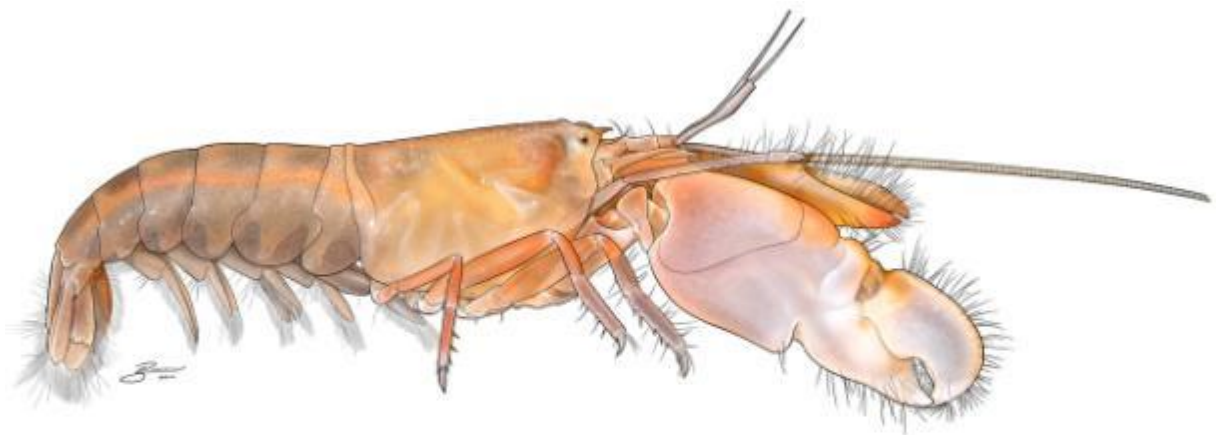


Figura 2. Maturidade sexual morfológica (CC50%): frequência relativa correspondente a 50% de fêmeas ovígeras ajustada pela função logística em fêmeas de seis espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 da Costa de Pernambuco, Brasil.

Growth, sexual maturity and dimorphism in six species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae)



Alpheus angulosus

© UNAM-PIECEMO

**Growth, sexual maturity and dimorphism in six species of snapping
shrimps of the genus *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae)**

Ana Carla Costa-Souza^{1*}, José Roberto Botelho de Souza¹ and Alexandre Oliveira Almeida¹

(1) Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Centro de Biociências, Departamento de Zoologia, Avenida Professor Moraes Rêgo, 1235, Cidade Universitária. 50670-901 Recife, Pernambuco, Brazil.

*corresponding author, e-mail: accostabio@yahoo.com.br, telephone number 5581998450649

ABSTRACT

This study investigated the sexual dimorphism, allometric growth, and morphological maturity of six sympatric species of *Alpheus*, and indicates similarities in their development. Individuals were captured in August 2015, February and August 2016, and February 2017, in the intertidal, during low spring tides, in two localities of the northeastern Brazilian coast. A total of 3,038 individuals were captured: 302 *A. angulosus*, 400 *A. bouvieri*, 516 *A. buckupi*, 410 *A. carlae*, 1,002 *A. estuariensis*, and 408 *A. nuttingi*. In general, the six species lack sexual dimorphism regarding the carapace length. However, chelipeds were more robust in males of most species, whereas abdominal structures were larger in females. The analysis of relative growth and energy allocation to the cheliped demonstrate that males of almost all species invest more energy in its growth and maintenance either during the adult or juvenile phase, depending on the species. Our results also show that females can also invest a lot of energy in the chelipeds, depending on the species. The intraspecific differences may be consequences of a trade-off between embryo production and cheliped development. In males of the six species, the *appendix masculina* grows faster during the juvenile phase. Lastly, in the six species of *Alpheus* studied, within the same species males and females reach the morphological maturity at very similar sizes.

Keywords: Allometry, Caridea, Energy Allocation, Morphometry.

INTRODUCTION

The morphometric analysis of body structures allows the understanding of energy allocation strategies, i.e., how much energy (in mass) is invested in the development of a particular structure at different life phases. In addition, it allows the determination of the size at the onset of sexual maturity and helps understanding existing morphological differences between the sexes. This knowledge, on a population level, is essential for further studies on the evolution and conservation of the species (Pineiro and Hattori 2006; Moraes et al. 2015; Silva et al. 2016). Morphometric studies allow the evaluation of whether individuals are developing well in a given locality or habitat, and whether a population has a minimum number of sexually mature individuals required for its maintenance. Moreover, by comparing populations from different localities it is possible to estimate the conservation *status* of a species (Anger and Moreira 1998; Ribeiro and Bezerra 2014; Silva et al. 2016).

Morphometric approaches are common in studies on the population biology of crustaceans of economic interest (Pineiro and Hattori 2006; Almeida et al. 2012; Moraes et al. 2015). Based on morphometric analyses, Brazilian standards were developed in order to protect species threatened by overfishing (IBAMA 2011; Duarte et al. 2014).

The analysis of relative growth is one of the types of growth analysis usually used in decapods (Hartnoll 1978, 1985, 2001). Due to the discontinuous growth (ecdysis) and the metamerized body of decapods, it is possible to compare the development of different body structures. These comparisons may indicate how much energy is directed towards a certain structure at a particular life phase (Hartnoll 1978, 2001; Castiglioni and Negreiros-Fransozo 2004). In heterochelous decapods, it is common to investigate the cheliped's growth in relation to the body or carapace (Mariappan et al. 2000; Almeida et al. 2013). In most species, the male cheliped grows faster than the body/carapace, as compared to females (Mariappan et al.

2000; Pinheiro and Hattori 2006; Silva et al. 2014a), indicating that this appendage has a high adaptive value in males (Clayton 1990; Mariappan et al. 2000).

The growth of other morphological characters, which are important for the adaptation of individuals, can also be evaluated, e.g. pleura, abdome, telson, gonads, *appendix masculina*, etc (Nagamine 1980; Clayton 1990; Anger and Moreira 1998; Silva et al. 2014a, b). In species where females carry embryos underneath the abdomen, the abdominal structures usually grow faster than the body/carapace, evidencing its importance in the reproductive process (Hartnoll 1978; Clayton 1990; Pinheiro and Hattori 2006; Araújo et al. 2012; Silva et al. 2014a, b).

The size at the onset of sexual maturity of a population can be estimated from the morphological characters best represented in the relative growth (Bueno and Shimizu, 2009; Silva et al. 2014a, b). This parameter can vary between populations and can be evaluated along the species' distribution gradient, as it reflects the influence of local/regional abiotic factors, especially temperature and nutrient availability (Hartnoll 1982, 2001; Castilho et al. 2007). For example, populations of tropical regions tend to mature faster and reach the maturity at smaller sizes, compared to those of colder regions (subtropical and temperate) (Hartnoll 2001; Castilho et al. 2007).

The level of sexual dimorphism between males and females in decapod crustaceans also varies. There are species with conspicuous differences, where it is possible to quickly identify the sex in the field, while others show subtle differences, only perceived in more specific and sensitive analyzes of size (Araújo et al. 2012; Almeida et al. 2013). These differences portray various behavioral strategies, while similarities demonstrate adaptive convergences in both sexes. In decapods, the morphological differences are usually more evident in the chelipeds (usually more robust in males) (Nagamine 1980; Mariappan et al. 2000; Bueno and

Shimizu 2009) and in the abdomen (females usually have larger abdominal structures) (Nagamine 1980; Saito 2002; Giri and Loi 2008).

The body mass of consumer organisms such as crustaceans represents the assimilated energy and portrays the availability of environmental resources (Lehman 1988; Vetter 1996). During an individual's life cycle, the energy should be allocated primarily to growth, reproduction, and maintenance (Geisel 1976; Shachak 1980). Thus, the energy allocation usually varies according to the life phase and with the temporal needs, e.g., less energy is allocated to reproduction and growth when food is scarce (Clarke et al. 1991; Hartnoll 2001). Therefore, understanding how the assimilated energy is used by a population allows the understanding of different survival strategies.

Considering the importance of crustaceans in the marine environment, and the need to obtain information about their populations, we evaluated the morphological aspects of six marine/estuarine species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* (family Alpheidae) in the northeast of Brazil. We investigated the relative growth patterns of the major chelipeds and abdominal structures in relation to the body. We also investigated whether the growth patterns differ between juveniles and adults, and/or between sexes, and whether there is a common pattern for the genus *Alpheus*. We determined the size at the onset of sexual maturity and compared it between sexes and species. Finally, using the mass, we verified the energetic investment allocated to body and cheliped development. Considering that the major cheliped is present in males and females and have similar functions (Nolan and Salmon 1970; Hughes et al. 2014), we compared the energy (in terms of mass) allocated to this appendage in males and females.

MATERIAL AND METHODS

Study area and sampling procedures

Alpheus angulosus, *A. bouvieri*, *A. carlae*, and *A. nuttingi* were captured at Praia do Paraíso (8°21'29.1"S 34°57'00.0"W), Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco. *Alpheus estuariensis* was captured in the Paripe River estuary (7°48'38.0"S 34°51'22.1"W), Itamaracá, Pernambuco. *Alpheus buckupi* was captured in both localities. The samplings were carried out in August 2015, February and August 2016 and February 2017, in the intertidal, during spring low tides.

The collection effort was 4 hours/day by four people during two consecutive days at each location. At Praia do Paraíso, the individuals were found in the sandy muddy sediment, under loose boulders. When found, the shrimps were captured by hand or with the aid of a hand net. In the Paripe River estuary, individuals of *A. estuariensis* were collected from their burrows, excavated in muddy sediments, using a PVC pump (50 mm in diameter) (see Costa-Souza et al. 2017). Each burrow/gallery was pumped five times. The sediment was sieved on a 1.8 mm mesh to separate the shrimps. Individuals of *A. buckupi* were captured under rotting trunks and debris as well as in association with estuarine sponges. After collection, all individuals were placed in plastic bags with water from the sampling site, labeled, and kept frozen in the laboratory.

Laboratory procedures

The species were identified based on the key provided by Soledade and Almeida (2013). The sex was verified based on the presence (in males) or absence (in females) of the *appendix masculina* on the endopod of the second pleopod pair, or by the presence of embryos underneath the abdomen, in the case of females. All specimens were photographed with a

digital camera coupled to a stereomicroscope, and their body parts were measured by using Image J 1.51n (Rasband 2006).

The following measurements were taken from all individuals: carapace length (CL), major cheliped propodus length (PL), propodus height (PH), propodus width (PW), pleura width of the second abdominal somite (PLW), and width of the sternite of the second abdominal (SW) (Fig. 1). In males, the length of *appendix masculina* (AML) was also measured.

After the measurements, the major chelipeds and body of each shrimp were dried on absorbent paper and placed in small containers made of aluminum foil, previously weighed on a precision scale of four decimal places. They were dried at 70°C for 48 h, and then the bodies and chelipeds were weighed separately to obtain the dry weight. After weighing, they were incinerated in a muffle at 475°C for 5 h to obtain the ash weight. The mass was calculated as $\text{Mass} = \text{Dry Weight} - \text{Ash Weight}$. Finally, the body mass (body + chelipeds) and chelipeds mass were obtained. Shrimps without appendages, with regenerating cheliped(s), and those of very small size which could not be weighed were not used for the mass calculation.

Statistical analyzes

The normality of morphological character values was tested using the Shapiro-Wilk test. Parametric tests were applied for the characters with normally distributed data, and non-parametric for those with non-normally distributed data.

i. Sexual dimorphism

The existence of sexual dimorphism between the carapace (CL), major cheliped (PL, PH and PW), and abdomen (PLW and SW) were investigated by applying the Student's t-test and Mann-Whitney test. These analyses were carried out only with adults.

ii. Relative growth and morphological sexual maturity

The relative growth was analyzed in juveniles, and adult males and females. The variables PL and PH were treated as dependent variables, and the CL, as independent. The relationships PLW vs CL and SW vs CL were studied only in females, and AM vs CL only in males. Juvenile and adult phases were determined by applying a non-hierarchical k-means clustering analysis in the regression. The relative growth model with the best fit was the linear function $y = a + bx$, where a corresponds to the intercept, and b corresponds to the growth coefficient (slope) or allometric condition. Regarding the b values, we adopted $b > 1$ as a relative increase in y (or positive allometry), $b < 1$ as decrease in y (negative allometry), and $b = 0$ as a similar increase (isometry), in relation to the CL (Hartnoll 1978). The b values were tested with a Student's t-test ($H_0 = 1$; $H_0 \neq 1$; $\alpha = 1\%$) (Zar 2010). Differences in slope (b) and intercept (a) between sexes, and between juveniles and adults, were compared using a covariance analysis (ANCOVA one-way). All data used in these regressions were log-transformed (Log10).

The CL values corresponding to the morphometric maturity (CL50%) were estimated from the linear regressions that best defined the juvenil and adult phases. For that, logistic curves were constructed (function: $y = 1/(1+e^{(-r(CL-CL_{50\%}))})$), where y = proportion of mature males and females, CL = carapace length, CL_{50%} = carapace length when 50% of the population is sexually mature, r = logistic curve coefficient. The equations were adjusted by the sum of squares method (Vazzoler 1996).

iii. Energy allocation

The regression model $y = ax^b$ (power function), was used to evaluate the energy allocation in the cheliped, where b corresponds to the growth coefficient and a corresponds to the intercept, and y was the cheliped mass (CM; dependent variable) of males and females. The

body mass (BM) was treated as the independent variable. Based on the b values, we considered $b > 1$ as a higher energy allocation to the chelipeds, $b < 1$ as a lower energy allocation to the chelipeds, and $b = 1$ as a similar energy allocation to the chelipeds and body. The b values were tested using Student's t-test ($H_0 = 1$; $H_0 \neq 1$; $\alpha = 1\%$). Differences in b and a between sexes were compared with an analysis of covariance (ANCOVA one-way).

The proportion of energy investment was obtained from the ratio between cheliped mass (CM) and body mass (BM), using the formula adapted from Clarke et al. (1991), used in their analysis of reproductive investment. The ratio was arcsin-transformed and compared between sexes with a Student's t-test.

RESULTS

A total of 3,038 individuals were captured: 302 *A. angulosus* (137 males and 165 females), 400 *A. bouvieri* (167 males and 233 females), 516 *A. buckupi* (242 males and 274 females), 410 *A. carlae* (179 males and 231 females), 1,002 *A. estuariensis* (463 males and 539 females), and 408 *A. nuttingi* (211 males and 167 females).

i. Sexual dimorphism

The males and females of *A. bouvieri*, *A. estuariensis*, and *A. nuttingi* differed in size (CL): females were 6.0% (*A. bouvieri*) and 4.2% (*A. estuariensis*) larger than males, and males *A. nuttingi* were 7.7% larger than females. In the other species there were no significant differences. Regarding the cheliped size (PL, PH and PW), only in *A. bouvieri* there were no differences between males and females. In the other species, males had more robust chelipeds. The mean PLW of females was larger than males in all species. On the other hand, the mean SW in *A. buckupi* did not differ between the sexes. In *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae*, *A.*

estuariensis, and *A. nuttingi*, the SW of females was larger than that of males. All measurements concerning these morphological characters are shown in Table 1.

ii. Relative growth and morphological sexual maturity (CL_{50%})

The growth pattern of the major cheliped propodus in relation to the carapace length (PL vs CL and PH vs CL) was positive allometric in juvenile males. In adult males these relationships also were positive in most species, except in *A. estuariensis* (PL vs CL) and *A. angulosus* (PH vs CL), where they were negative (Fig. 2, Table 2). Comparing the relationships PL vs CL and PH vs CL between juvenile and adult males, the growth rate was higher in juveniles of *A. angulosus*, *A. buckupi*, and *A. estuariensis*. In *A. carlae*, *A. bouvieri*, and *A. nuttingi*, the rate was similar (see *b* values in Table 2 and 3). These relationships were also allometric positive in the juvenile females of all species. However, in adult females they were allometric negative (Fig. 3, Table 3).

The relationships PLW vs CL and SW vs CL in juvenile and adult females varied between species. The relationship PLW vs CL in *A. angulosus*, *A. buckupi*, and *A. estuariensis* was allometric positive in juveniles and adults. In *A. nuttingi*, it was allometric negative in the juveniles and positive in the adults, and in *A. bouvieri* it was the opposite (Fig. 4 and Table 2). The relationship SW vs CL was allometric positive only in *A. estuariensis* juveniles and adults. In *A. angulosus* and *A. bouvieri* it was positive allometric in the juveniles and negative allometric in adults. In *A. buckupi*, *A. carlae*, and *A. nuttingi* the opposite was observed (Table 2).

The relationship AML vs CL was strongly positive allometric in juveniles of all species (Fig. 5). In contrast, it was negative in the adults of all species except *A. buckupi*. The analysis of covariance indicated significant differences in the growth rates between the two life phases, with higher rates in juveniles (Table 3).

In the females, the CL_{50%} values indicated that size at the onset of the morphological sexual maturity, based on the relationships CL vs PL and CL vs PLW were, respectively: *A. angulosus* - 5.5 and 5.6 mm; *A. bouvieri* - 4.8 and 4.9 mm; *A. buckupi* - 5.7 and 5.8 mm; *A. carlae* - 5.0 and 5.3 mm; *A. estuariensis* - 6.1 and 6.3 mm; *A. nuttingi* - 5.4 and 7.0 mm. In the males, the CL_{50%} values based on the relationships CL vs PL and CL vs AML were, respectively: *A. angulosus*-4.3 and 5.1 mm; *A. bouvieri*-4.5 e 4.4 mm; *A. buckupi* - 5.8 and 4.6 mm; *A. carlae* - 4.8 and 4.7 mm; *A. estuariensis* -6.4 and 6.5 mm; *A. nuttingi* - 6.4 and 6.4 mm (Fig. 6 and 7).

iii. Energy allocation

In males of all species and in females of *A. angulosus*, *A. buckupi*, *A. carlae*, and *A. estuariensis*, the cheliped mass increase data higher rate than the body mass, suggesting a positive energy allocation to the development of this appendage (Fig. 7). In *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. buckupi*, *A. carlae*, and *A. nuttingi*, the growth rate of cheliped mass was higher in males than in females (Table 4). The proportion CM/BM was also higher in the males of all species except for *A. bouvieri* (Table 5).

DISCUSSION

The mean CL of males and females was similar in three out of six species investigated. Females were larger in *A. bouvieri* and *A. estuarensis*, but in *A. nuttingi* the males were larger. In the other species, small differences in CL were observed but there was no clear pattern, i.e., males were not always larger than females, or vice-versa. Other studies with populations of *Alpheus* also showed the lack of a fixed sexual dimorphism in size. For example, in the populations of *A. estuariensis* from Bahia and *A. brasileiro* from São Paulo, males and females are of similar size (Costa-Souza et al. 2017; Pescinelli et al. 2016) whereas in *A. carlae* from São

Paulo (Brazil), and *A. normanni* and *A. heterochaelis* from North Carolina (USA), males were slightly larger (Nolan and Salmon 1980; Mossolin et al. 2006). In this study, we did not consider the six species of *Alpheus* as sexually dimorphic regarding size (CL) because differences between sexes were less than 8%. Other species of *Alpheus* also show small differences in size and those were not considered an evidence of sexual dimorphism (Schein 1975; Nolan and Salmon 1980; Boltaña and Thiel 2001; Rahman et al. 2003; Mossolin et al. 2006).

With respect to the major chelipeds, nonetheless, *A. angulosus*, *A. buckupi*, *A. nuttingi*, *A. carlae*, and *A. estuariensis* were dimorphic and males showed more robust chelipeds (larger in the three dimensions studied) than females. In *A. bouvieri* no differences were observed. The conspicuous sexual dimorphism of the chelipeds in heterochelous decapod crustaceans is related to behavioral and functional differences (Nagamine 1980; Santos and Garcia-Mendes 1982; Saito 2002; Pinheiro and Hattori 2006; Mantelatto and Barbosa 2005; Araújo et al. 2012). Usually, males are more aggressive and territorialist, and have more developed appendages to use in disputes for breeding females and/or for space, or to secure the female during the mate-guarding (Jormalainen 1998; Mariappan et al. 2000; Mantelatto and Barbosa 2005; Pinheiro and Hattori 2006).

Some behavioral studies on *Alpheus* have shown that both males and females are aggressive and territorialist, depending on the circumstances (Nolan and Salmon 1970; Mathews 2002b; Rahamn et al. 2004; Dabbagh et al. 2012; Hughes et al. 2014). The function and trigger mechanism of the major cheliped are the same in both sexes (Anker et al. 2006). The cavitation bubble produced by this appendage is used to paralyze or kill preys, to defend the refuge and the sexual partner, to build shelters (by species living inside rocks), and for intraspecific signaling (Verluis et al. 2000; Anker et al. 2006; Hughes et al. 2014).

The sexual dimorphism in the major cheliped dimensions in the species investigated indicates that this appendage has a higher adaptive value for males. Males may exhibit an

expressive dominance and aggressiveness towards females and other competing males. Another explanation, which does not exclude the above one, is that these differences may be the effect of a trade-off between embryo production (reproductive moult and oviposition) and cheliped growth in the females (Hughes et al. 2014). Moreover, Hughes et al. (2014) suggest that robust chelipeds may add additional cost to the locomotion of ovigerous females.

The female pleura width was larger in all species, as expected for carideans shrimps (Paschoal et al. 2013; Sganga et al. 2016). The sternite width also proved to be a good predictor of sexual dimorphism, being larger in females of *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae*, *A. nuttingi*, and *A. estuariensis*. In several caridean shrimps, abdominal structures are generally larger in females (Saito 2002; Mossolin and Bueno 2003; Bauer 2004; Paschoal et al. 2013; Sganga et al. 2016). The expansion of abdominal structures, especially the second abdominal pleura, is required to support the embryo mass in the abdomen (Saito 2002; Sganga et al. 2016).

The growth pattern of body structures of decapod crustaceans, especially the cheliped and abdominal segments, may differ between the juvenile and adult phases, in males and females (Hartnoll 1974, 1978; Negreiros-Fransozo et al. 2003; Pinheiro and Hattori 2006). In the biological scenario, the growth during the juvenile phase is mainly related to adaptation and survival. The transition from juvenile to adult may require further development of other attributes to allow the reproductive activity and increase the individual's fitness (Hartnoll 1974, 1978, 1982).

In juvenile males and females of the six species of *Alpheus*, the cheliped (PL and PW) was larger than the carapace, evidencing the importance of this appendage at this phase, and a high allocation of energy for its development. In adult males, growth rates remained higher in *A. bouvieri*, *A. carlae*, and *A. nuttingi*. However, in *A. angulosus* and *A. buckupi* the rate decreased, indicating differences in the energy allocation strategies in these species. In *A.*

angulosus (PW) and *A. estuariensis* (PL) the allometry was negative, meaning that the cheliped developed less than the carapace during this phase. In all adult females of all species the allometry was strongly negative.

The relative growth (cheliped vs body size) in species of *Alpheus* was analyzed in *A. dentipes* (South of Spain), *A. armatus* (Florida, USA), *A. glaber* (Adriatic Sea), *A. angulosus*, and *A. heterochaelis* (both South Carolina, USA) (Knowlton 1980; Fernandez-Muñoz and García-Raso 1987; Atkinson et al. 2003). In *A. dentipes*, a strong positive allometry was observed in the juveniles (sex not discriminated). Then, there was an abrupt change in the growth patterns in adults: in females it became isometric, and in males it was positive allometric but weak (Fernandez-Muñoz and García-Raso 1987). Similar to *A. dentipes*, the cheliped growth in *A. glaber* was strongly positive allometric in juvenile males (here, they discriminated only juvenile males), and in adult phase (in females), it became isometric (Atkinson et al. 2003). In *A. armatus*, the highest cheliped growth rates were observed in adult males, and it was not clear whether it occurred in juveniles and females (Knowlton 1980). This high cheliped development in males was attributed to the agonistic interactions and courtship behaviour (Knowlton 1980). Finally, in *A. angulosus* males and in *A. heterochaelis* males and females the cheliped growth was allometric positive. Females of *A. angulosus* showed a negative allometry, and it was not possible to discriminate between juveniles and adults (Hughes et al. 2014).

The cheliped is an important structure for the survival of juvenile and adults of both sexes of all species studied. In male chelipeds, the continuation of positive allometry during the adult phase may be related to the occurrence of confrontations with other males competing for mating, and with the defense of an ovigerous female and its shelters (Knowlton 1980; Mathews 2002a; Rahman et al. 2003; Dabbagh et al. 2012). On the other hand, a change from positive to negative allometry or isometry after the transition from juvenile to adult may be

explained by energy investment in reproduction (Hartnoll 2001). A change in the development of the female cheliped may be attributed to energy expenditure for embryo production and not to a decrease in aggressiveness (behavioral change) (Hughes et al. 2014).

In most of species studied, the pleura and sternite growth rate was higher in adult females, except for *A. bouvieri* where they developed to a lesser extent. In most decapods that incubate embryos underneath the abdomen, the growth of abdominal characters in females is quite conspicuous as it is related to the development of structures that accommodate and sustain the embryo masses (Nagamine 1980; Saito 2002; Mantelatto and Barbosa 2005; Pacholal et al. 2013). In *A. glaber*, Atkinson et al. (2003) observed differences in pleurae growth between sexes: it developed less in males than in females. The growth rates were particularly high in juveniles, and decreased slightly in the adult phase. Our results regarding the development of abdominal structures and the evidence of abdominal sexual dimorphism highlight the importance of these structures for the females, especially the pleurae, which is important during the embryo incubation.

The relative growth of the *appendix masculina* was strongly allometric positive in the juveniles of all species studied, demonstrating the importance of their development at this phase. In fact, this structure is important during the spermatophore transfer when the individual reaches the sexual maturity (Bauer 2004). Fernandez-Muñoz and García-Raso (1987) also observed a strong positive allometry in the *appendix masculina* of *A. dentipes* juveniles, but its growth rate decreased significantly in the adults. Similar results have been observed in other caridean shrimps such as *Nematopalaemon schmitti* from Rio de Janeiro, Brazil, and *Plezionica izuminae* from southern Japan (Ahamed and Ohtomi 2014; Herrera et al. 2017).

Some secondary sexual characters may be good indicators of sexual maturity (Hartnoll 1978; Williner et al. 2014). The change in the development of important appendages between juvenile and adult phases occur at certain sizes (Hartnoll 1978, 1985; Williner et al. 2014),

which may vary between populations of the same species, because maturity is influenced by environmental factors, besides the intrinsic factors (Almeida et al. 2013; Moraes et al. 2015).

Males and females of all species studied reach sexual maturity at similar sizes, indicating that they are not sexually dimorphic in size. This may also indicate that males and females have similar longevity, as observed in *A. dentipes*, *A. carlae*, and *A. estuariensis* (Fernandez-Muñoz and García-Raso 1987; Mossolin et al. 2006; Costa-Souza et al. 2014).

The evaluation of mass and energy investment demonstrate that, in general, a higher amount of energy is allocated for the cheliped development, in relation to the body mass, especially in males. However, there was a similar mass increase and investment proportion between the sexes in females of *A. bouvieri* and a higher mass increase in females of *A. estuariensis* (Table 4). Then, it is confirmed that the cheliped development requires a high amount of energy expenditure in both sexes, which confirms its extreme importance also for the females. The data indicate that differences in energy allocation rates (b) between males and females are due to embryo production and maintenance, in the detriment of growth, which are restrictive factors to the cheliped's development (Costa-Souza et al. unpubl. data; Hughes et al. 2014). Based on the relationship CM vs BM of *A. estuariensis* and the rate CM/BM of *A. bouvieri*, it is likely that non-ovigerous females have a similar or higher liquid energetic allocation than males, depending on the species and food availability (see Hughes et al. 2014).

In general, we conclude that the studied species of *Alpheus* converged in many morphological characteristics. None species was sexually dimorphic in size, and the observed dimorphism was mainly in the chelipeds and abdominal structures. The allometric growth pattern changed between the juvenile and adult phases. Especially in the chelipeds, the pattern changed from a strong positive allometry (juveniles) to a moderate positive (adult males) or negative (females) allometry. Males and females differed little in the size at the onset of sexu-

al maturity. Finally, there was a high energy allocation to the major chelipeds in the six species. Possibly, these similarities are not only related to the fact that they occur in sympatry, as species of *Alpheus* from other regions have similar characteristics. There are important evolutionary (phylogenetic) issues that shaped the adaptive irradiation of the six species. This research stands out for being the first to perform a broader comparative morphometric analyzes with species of the family Alpheidae and genus *Alpheus*.

Acknowledgements – To the team of the Laboratório de Biologia de Crustáceos da UFPE, to Laboratório de Biofísica de Biomembranas e Células Tronco/Oleg Krasilnikov da UFPE and to Laboratório de Cultivo de Meiofauna Marinha e Ecotoxicologia da UFPE. To Maria Laís Vieira, Thais Kananda and João Victor Nunes for support during the laboratory procedures, and to Ricardo Paiva and Flávio Almeida for their help in the samplings. The authors are thankful to the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for granting the doctorate's scholarship. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001. AOA is thankful to the “Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico” (CNPq) for the Research Scholarship support (305939/2015-7).

References

- Ahamed F, Ohtomi J (2014) Relative growth and sexual maturity of the pandalid shrimp *Plesionika izumiae* (Decapoda, Caridea) in Kagoshima bay, Southern Japan. *Crustaceana* 87: 1567–1577
- Almeida AC, Baeza JA, Fransozo V, Castilho AL, Fransozo A (2012) Reproductive biology and recruitment of *Xiphopenaeus kroyeri* in a marine protected área in the Western Atlantic: implications for resource management. *Aquatic Biology* 17: 57–69
- Almeida AC, Hiyodo CM, Cobo VJ, Bertini G, Fransozo V, Teixeira GM (2013) Relative growth, sexual maturity, and breeding season of three species of the genus *Persephona* (Decapoda: Brachyura: Leucosiidae): a comparative study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96: 1581–1591
- Anger K, Moreira GD (1998) Morphomeric and reproductive traits of tropical caridenas shrimps. *Journal of Crustacean Biology* 18: 823–838
- 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
- Araújo MSLC, Coelho PA, Castiglioni DS (2012) Relative growth and determination of morphological sexual maturity of the fiddler crab *Uca thayeri* Rathbun (Crustacea, Ocypodidae) in two mangrove areas from Brazilian tropical coast. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3: 156–170
- Atkinson RJA, Gramitto ME, Frogliia C (2003) Aspects of the biology of the burrowing shrimp *Alpheus glaber* (Olivi) (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from the Central Adriatic. *Ophelia* 57
- Bauer RT (2004) Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. University of Oklahoma Press, Norman

- Boltaña S, Thiel M (2001) Associations between two species of snapping shrimp *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 81: 633–638
- Bueno SL, Shimizu RM (2009) Allometric Growth, Sexual Maturity, and Adult Male Chelae Dimorphism in *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). Journal of Crustacean Biology 29: 317–328
- Castiglioni DS, Negreiros-Fransoso ML (2004) Comparative analysis of the relative growth of *Uca rapax* (Smith) (Crustacea, Ocypodidae) from two mangroves in São Paulo, Brazil. Revista Brasileira de Zoologia 21: 137–144
- Castilho AL, Gavio MA, Costa RC, Boschi EE, Bauer RT, Fransozo A (2007) Latitudinal variation in population structure and reproductive pattern of the endemic south american shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeoidea). Journal of Crustacean Biology 27: 548–552
- Clarke A, Hopkins CCE, Nilssen EM (1991) Egg Size and Reproductive Output in the Deep-Water Prawn *Pandalus borealis* Kroyer, 1838. Functional Ecology 5: 724–730
- Clayton DA (1990) Crustacean allometric growth: a case for caution. Crustacean 58: 270–290
- Costa-Souza AC, Rocha SS, Bezerra LEA, Almeida AO (2014) Breeding an heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. Journal of Crustacean Biology 35: 593–603
- Costa-Souza AC, Souza JRB, Araújo MSLC, Alemida AO (2017) Population structure of the shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical estuarine tidal mudflat. Thalassas 34(19) DOI: 10.1007/s41208-017-0036-z
- Dabbagh A-R, Kamrani E, Taherizadeh MR (2012) Studies on Social Monogamy in the Snapping Shrimp, *Alpheus lobidens* De Haan, 1849. Asian Journal of Animal and Veterinary Advances 7: 361–365

- Duarte LFA, Duran RS, Mendonça JT, Pinheiro MAA (2014) Fishery of the uçá crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) in a mangrove area in Cananéia, State of São Paulo, Brazil: fishery performance, exploitation patterns and factors affecting the catches. *Brazilian journal of Oceanography* 62: 187–199
- Fernández-Muñoz R, García-Raso JE (1987) Study of a population of *Alpheus dentipes* Guérin, 1832 from calcareous bottoms in the southern Spain. *Investigaciones Pesqueras* 51: 343–359
- Geisel JT (1976) Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environment. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 57–79
- Giri F, Loy A (2008) Size and Shape Variation of two Freshwater Crabs in Argentine a Patagonia: The Influence of Sexual Dimorphism, Habitat, and Species Interactions. *Journal of Crustacean Biology* 28: 37–45
- Hartnoll RG (1974) Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 27:131–136
- Hartnoll RG (1978) The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana* 34: 281–293
- Hartnoll RG (1982) Growth. In: Abele LG (ed) *Embryology, Morphology and Genetics. The Biology of Crustacea*, New York: Academic Press, pp 111–196
- Hartnoll RG (1985) Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Wenner AM (ed.), *Factors in Adult Growth*. Rotterdam: A.A. Balkema, pp 101–128
- Hartnoll RG (2001) Growth in Crustacea – twenty years on. *Hydrobiologia* 449: 111–122
- Herrera DR, Davanzo TM, Costa RC (2017) Relative growth and morphological sexual maturity of the caridean shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in an upwelling region in the Western Atlantic. *Journal Invertebrate Reproduction & Development* doi.org/10.1080/07924259.2017.1398190

- Hughes M, Williamson T, Hollowell K, Vickery R (2014) Sex and Weapons: Contrasting Sexual Dimorphisms in Weaponry and Aggression in Snapping Shrimp. *Ethology: international journal of behavioural biology* 120: 1–13
- IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Renováveis) (2011) Proposta de Plano Nacional para o uso sustentável do caranguejo-uçá, guaiamum e do siriazul Brasília pp156
- Jormalainen V (1998) Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict. *The Quarterly Review of Biology* 73: 275–304
- Knowlton N (1980) Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair-bonding snapping shrimp. *Evolution* 34: 161–173
- Lehman JT (1988) Ecological principles affecting community structure and secondary production by zooplankton in marine and freshwater environments. *Limnology and oceanography* 33: 931–945
- Mantelatto FL, Barbosa LR (2005) Population structure and relative growth of freshwater prawn *Macrobrachium brasiliense* (Decapoda, Palaemonidae) from São Paulo State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliense* 17(3): 245–255
- Mariappan P, Balasundaram C, Schmitz B (2000) Decapod crustacean chelipeds: an overview. *Journal of Biosciences* 25: 301–31
- 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*)? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 51: 426–432
- Mathews LM (2002b) Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Animal Behaviour* 63: 767–777

- Moraes EE, Nunesmaia BJB, Pinheiro MA (2015) Population biology of the ‘uçá’-crab, *Ucidescordatus* (Linnaeus, 1763) (Brachyura: Ucididae), in mangroves of the Joanes River, Bahia State, Brazil. *Nauplius* 23(1): 59–71
- Mossolin EC, Bueno SLS (2003) Relative growth of the second pereopod in *Macrobrachium olfersi* (Wigmann, 1836) (Decapoda: Palemonidae). *Crustaceana* 76(3): 363–376
- Mossolin EC, Shimizu RM, Bueno SLS (2006) Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 26: 48–54
- Nagamine CM (1980) Development, maturation, and function of some sexually dimorphic structures of the Malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 39(2): 141–152
- Negreiros-Fransozo ML, Colpo KD, Costa TM (2003) Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. *J. Crust. Biol.*, 23(2): 273-279
- Nolan BA, Salmon M (1970) The Behavior and Ecology of Snapping Shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochaelis* and *Alpheus normanni*). *Forma et functio* 2: 289–335
- Pashoal LRP, Guimarães FJ, Couto ECG (2013) Relative growth and sexual maturity of the freshwater shrimp *Palaemon pandaliformis* (Crustacea, Palaemonidae) in northeastern of Brazil (Canavieiras, Bahia). *Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre* 103(1): 31–36
- Pescinelli RA, Davanzo TM, Costa RC (2016) Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasiliensis* (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.
doi.org/10.1017/S0025315416000904

- Pinheiro MAA, Hattori GY (2006) Relative Growth of the Mangrove Crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae) at Iguape, São Paulo, Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology 49(5): 813–823
- Rahman N, Dunham MDW, Govind C (2003) Social monogamy in the big clawed snapping shrimp *Alpheus heterochaelis*. Ethology 109: 457–473
- Rahman N, Dunham DW, Govind CK (2004) Mate choice in the big-clawed in the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* Say, 1818. Crustaceana 77: 95–111
- Rasband WS (2006) ImageJ: Image Processing and Analysis in Java. National Institutes of Health, Research Services Branch Bethesda. <http://rsb.info.nih.gov/ij/docs/index.html>
- Ribeiro FB, Bezerra LEA (2014) Population ecology of mangrove crabs in Brazil: Sesarmid and fiddler crabs, 19-56. In: Ardovini (Ed.). Crabs, global diversity, behavior and environmental threats, New York: Nova Science Publishers, pp191.
- Sganga DE, Piana LRF, Greco LSL (2016) Sexual dimorphism in a freshwater atyid shrimp (Decapoda: Caridea) with direct development: a geometric morphometrics approach. Zootaxa 4196 (1): 120–128
- Saito T (2002) Development of external sexual characters in the deep-sea sponge-associated shrimp *Spongicola japonica* Kubo (Crustacea: Decapoda: Spongicolidae). Journal Natural History 36: 819–829
- Santos MCF, Garcia-Mendes E (1982) Biometric studies and mechanical advantages in the dimorphic chelae of the mangrove crab, *Ucides cordatus*. Bol. Fisiol. Anim. USP, 6: 143 – 150
- Schein H (1975) Aspect of the aggressive and sexual behaviour of *Alpheus heterochaelis* Say. Marine Behaviour and Physiology 3: 83–96
- Shachak M (1980) Energy Allocation and Life History Strategy of the Desert Isopod *H. reaumuri*. Oecologie 45: 404–413

- Silva TR, Rocha SS, Neto ECM (2014a) Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia* 31(1): 20–27
- Silva TE, Fumis PB, Almeida AC, Bertini G, Fransozo V (2014b) Morphometric analysis of the mud crab *Hexapanopeus paulensis* Rathbun, 1930 (Decapoda, Xanthoidea) from the southeastern coast of Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research* 42(3): 588–597
- Silva FMRO, Ribeiro FB, Bezerra LEA (2016) Population biology and morphometric sexual maturity of the fiddler crab *Uca (Uca) maracoani* (Latreille, 1802) (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) in a semi-arid tropical estuary of northeastern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research* 44(6): 671–682
- 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
- Vazzoler AEAM (1996) *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teorias e prática*, Maringá: EDUEM, pp169
- Verluis M, Schimitz B, Von Der Heydt A, Lohse D (2009) How Snapping Shrimp Snap: Through cavitating bubbles. *Science* 289: 2114–2117
- Vetter EW (1996) Secondary production of a Southern California *Nebalia* (Crustacea: Leptostraca). *Marine Ecology Progress Series* 137: 95–101
- Williner V, Torres MV, Carvalho DA, König N (2014) Relative growth and morphological sexual maturity size of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) in the Middle Paraná River, Argentina. *Zootaxa* 457: 159–170
- Zar, JH (2010) *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice-Hall, Prentice-Hall Biological Sciences Series

Fig 1. Measurements of the morphological characters of the six studied species of *Alpheus* Fabricius, 1798.

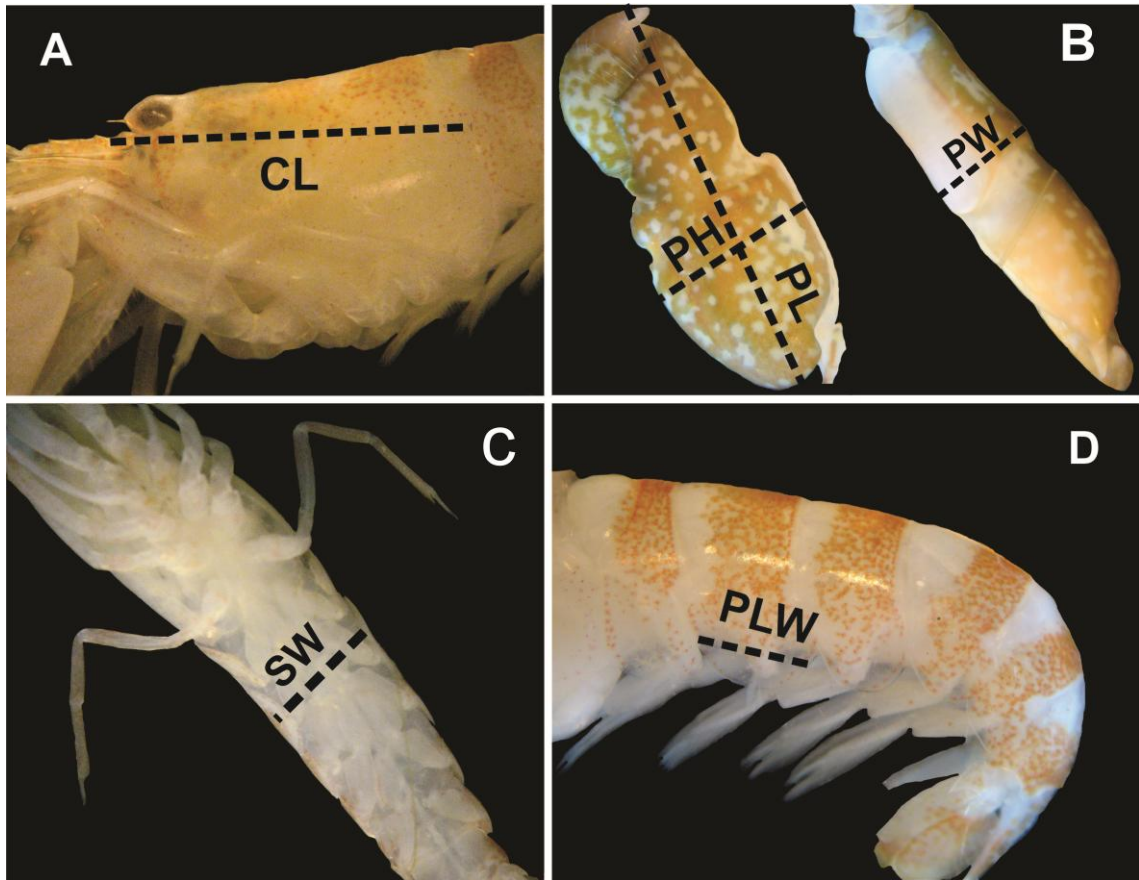


Fig 2. Relationships between the chela propodus length (PL) and carapace length (CL) in males and females, juveniles and adults, of the six studied species of *Alpheus* Fabricius, 1798. (+) Positive allometry. (-) Negative allometry.

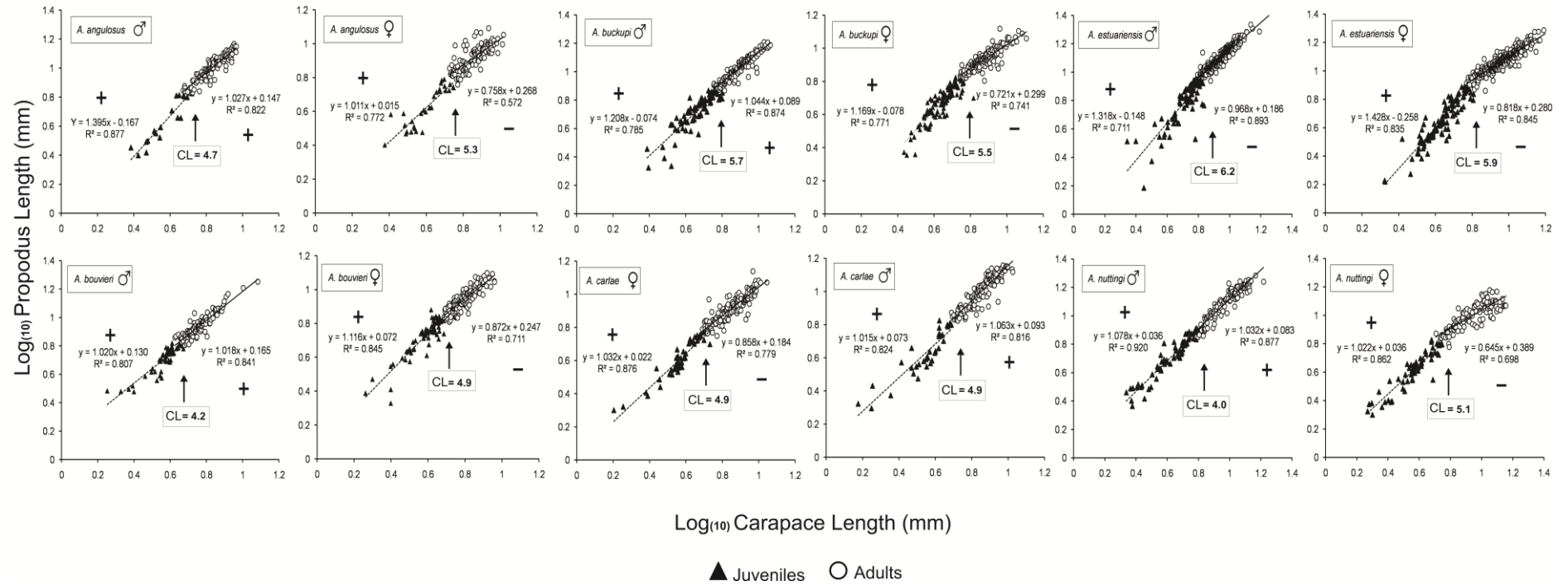


Fig 3. Relationships between the abdominal pleura width (PLW) and carapace length (CL) in juvenile and adult females of the six studied species of *Alpheus* Fabricius, 1798.

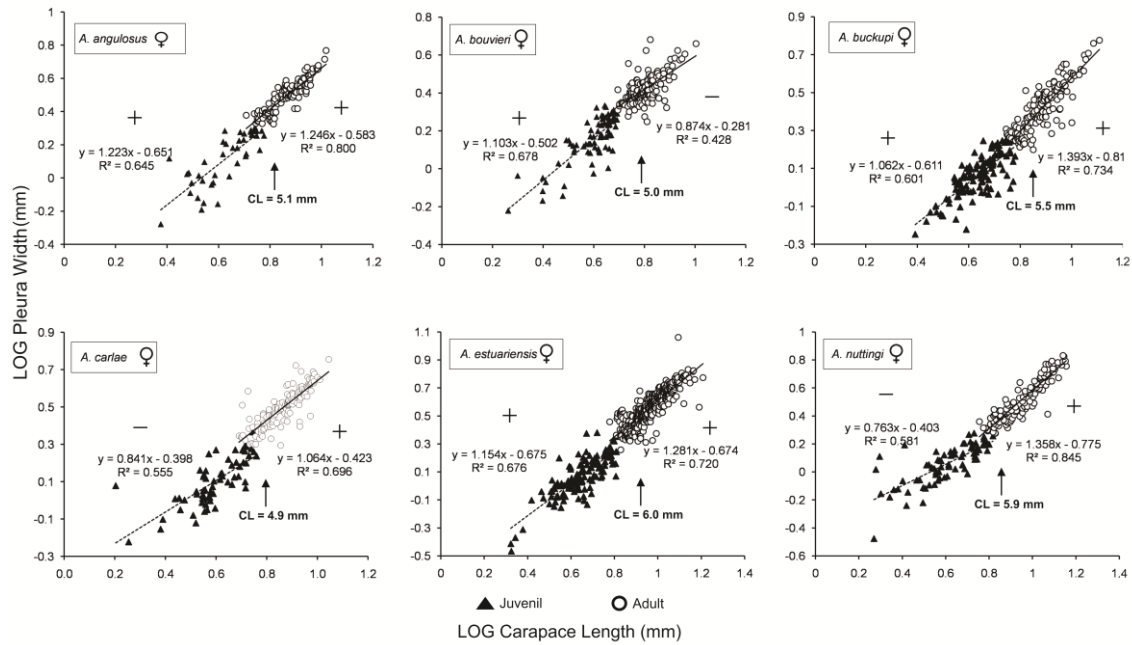


Fig 4. Relationships between the *Appendix Masculina* length (AML) and carapace length (CL) in juvenile and adult males of the six studied species of *Alpheus* Fabricius, 1798. Log-transformed values. + positive allometry, - negative allometry.

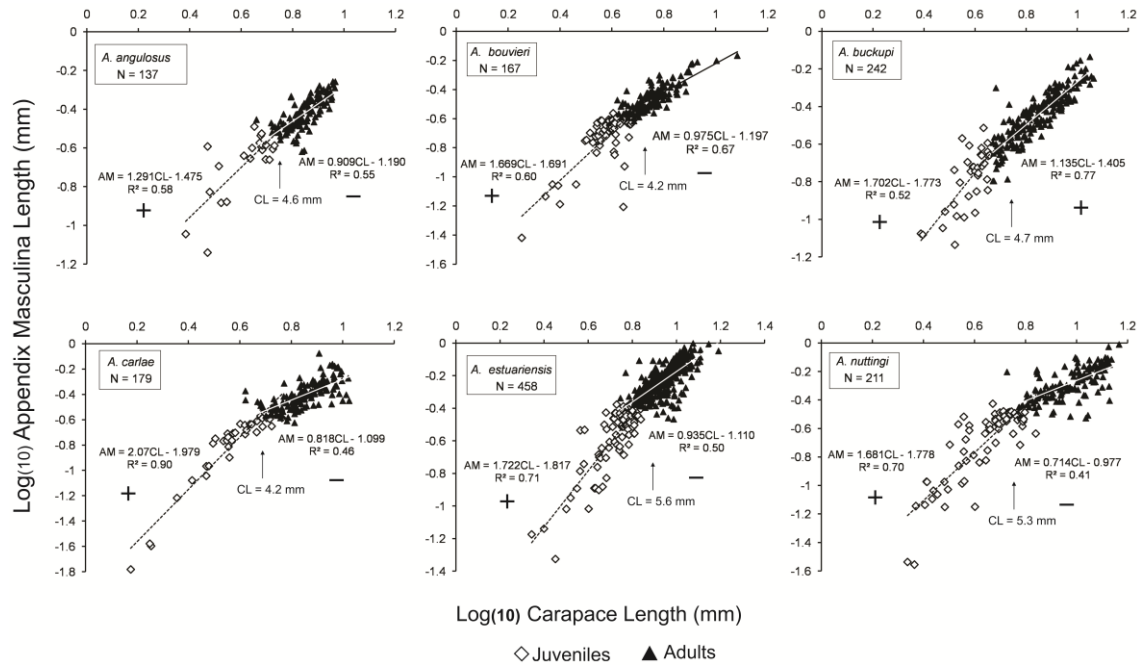


Fig 5. Relationships between the body mass (BM) and chelipeds mass (CM) of males and females of the six studied species of *Alpheus* Fabricius, 1798.

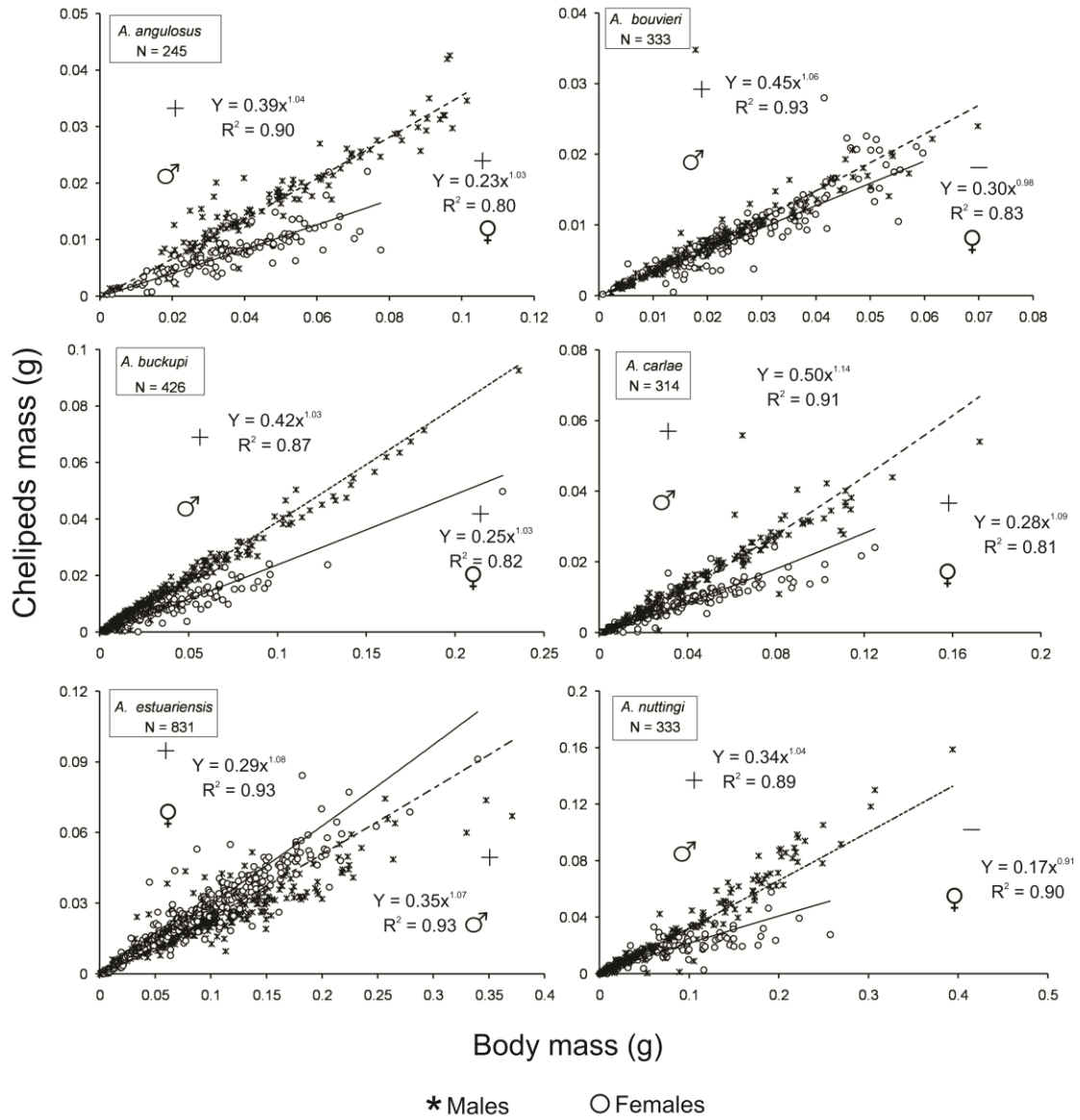


Fig 6. Morphologic sexual maturity ($CL_{50\%}$). The logistic function fitting the frequency of mature females (relationships PLvs CL and PLW vs CL) corresponds to the relative frequency of 50% of mature females in the six studied species of *Alpheus* Fabricius, 1798.

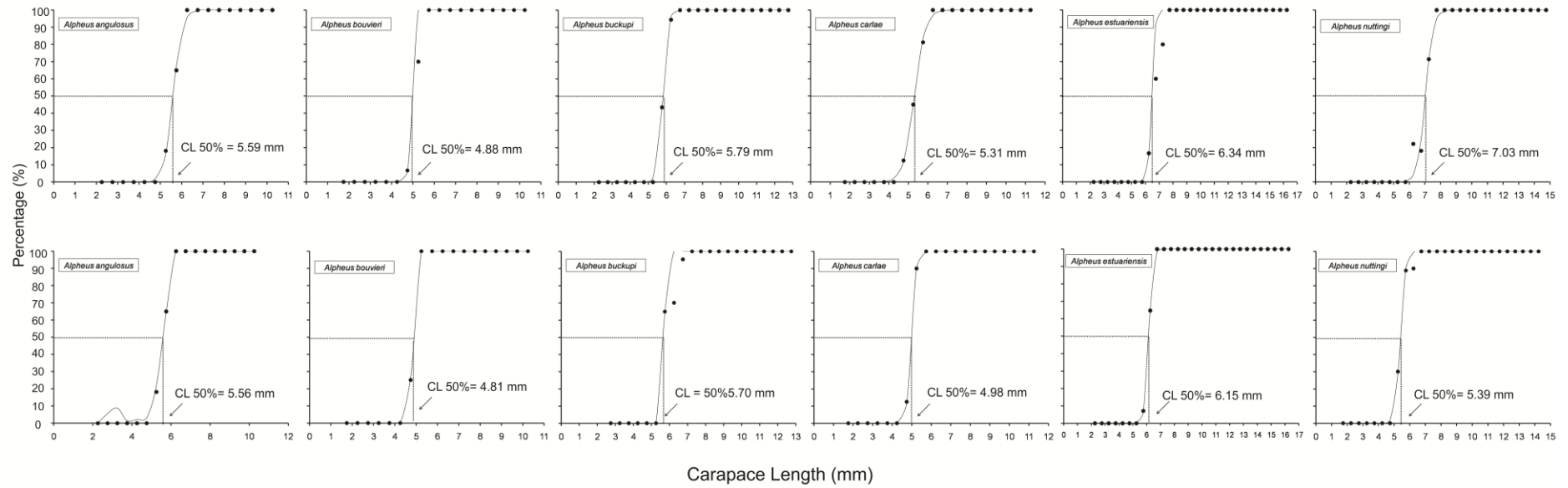


Fig 7. Morphologic sexual maturity ($CL_{50\%}$). The logistic function fitting the frequency of mature males (relationships PL vs CL and AML vs CL) corresponds to the relative frequency of 50% of mature males in the six studied species of *Alpheus* Fabricius, 1798.

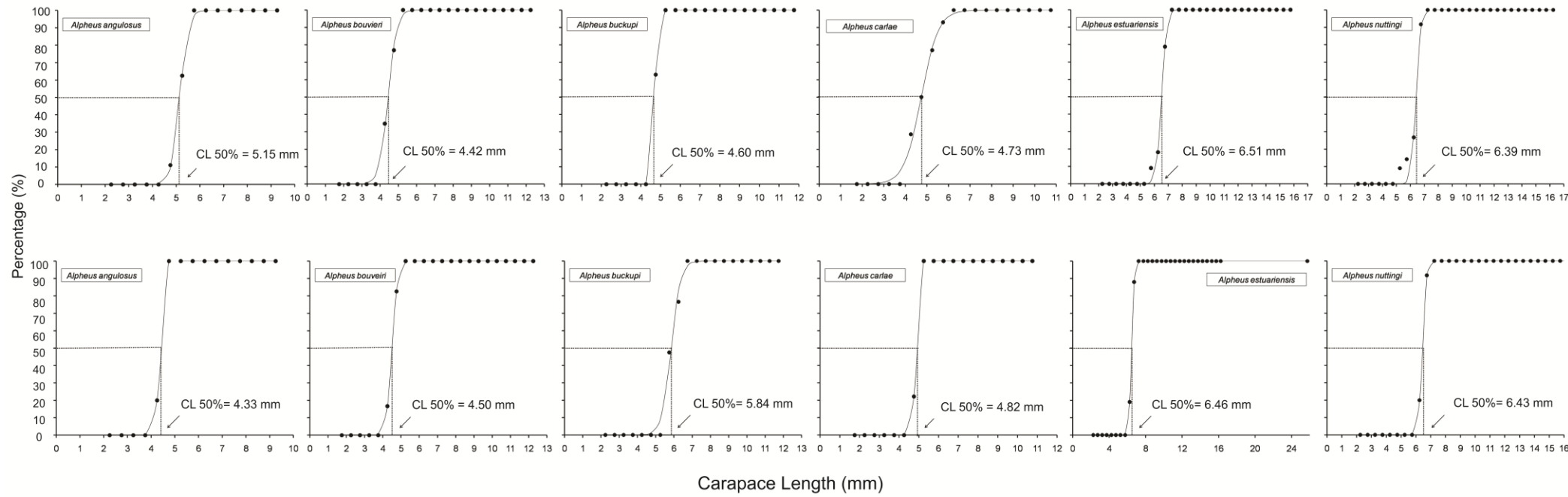


Table 1 Size of morphological characters of males and females of six species of *Alpheus* Fabricius, 1798 (CL = Carapace Length; PL = Propodus Length; PH = Propodus Height; PW = Propodus Width; PLW = Pleura Width; SW = Sternite Width), and the results of the statistical tests used to compare the size between sexes. Abbreviations are: minimum (Min.), maximum (Max.), and mean (M) size, standard deviation (SD). Units are millimeters (mm).

Species	CL [Min–Max(M±SD)]	PL [Min–Max(M±SD)]	PH [Min–Max(M±SD)]	PW [Min–Max(M±SD)]	PLW [Min–Max(M±SD)]	SW [Min–Max(M±SD)]
<i>Alpheus angulosus</i>						
Males	4.7–9.2 (6.9 ± 1.2)	6.8–14.7 (10.4 ± 1.9)	3.0–6.4 (4.4 ± 0.7)	1.6–4.1 (2.7 ± 0.6)	1.2–2.9 (1.8 ± 0.3)	2.5–5.4 (3.3 ± 0.6)
Females	2.4–10.4 (6.7 ± 1.7)	5.7–12.3 (8.4 ± 1.4)	2.4–4.8 (3.6 ± 0.6)	1.3–3.1 (2.0 ± 0.3)	2.1–5.2 (3.2 ± 0.7)	2.7–5.8 (3.9 ± 0.7)
Test	$U = 8549_{\text{ns}}$	$U = 3130_{\text{s}}$	$U = 2682_{\text{s}}$	$U = 2961_{\text{s}}$	$U = 332_{\text{s}}$	$U = 336_{\text{s}}$
<i>Alpheus buckupi</i>						
Males	5.7–11.6 (8.0 ± 1.4)	7.4–16.1 (10.7 ± 2.1)	3.4–7.3 (4.9 ± 0.9)	2.0–4.6 (3.0 ± 0.6)	1.5–3.0 (2.1 ± 0.4)	2.3–5.3 (3.7 ± 0.7)
Females	5.3–12.8 (7.7 ± 1.4)	6.3–13.1 (8.7 ± 1.3)	2.8–5.6 (3.9 ± 0.6)	1.6–3.6 (2.3 ± 0.4)	1.6–6.0 (2.8 ± 0.8)	2.6–7.0 (3.9 ± 1.0)
Test	$t = 1.22_{\text{ns}}$	$U = 4346_{\text{s}}$	$U = 3888_{\text{s}}$	$U = 3326_{\text{s}}$	$U = 4196_{\text{s}}$	$U = 9828_{\text{ns}}$
<i>Alpheus bouvieri</i>						
Males	4.2–12.1 (5.9 ± 1.1)	6.4–17.8 (9.0 ± 2.0)	2.7–7.7 (3.7 ± 0.8)	1.6–4.3 (2.3 ± 0.5)	1.1–3.2 (1.5 ± 0.3)	1.9–5.2 (2.4 ± 0.3)
Females	4.8–10.1 (6.3 ± 0.9)	5.5–12.5 (8.8 ± 1.4)	2.5–5.3 (3.7 ± 0.6)	1.5–3.5 (2.2 ± 0.4)	1.8–4.8 (2.5 ± 0.3)	2.4–6.6 (3.1 ± 0.4)
Test	$U = 5250_{\text{s}}$	$U = 7097_{\text{ns}}$	$U = 6782_{\text{ns}}$	$U = 6782_{\text{ns}}$	$U = 881_{\text{s}}$	$U = 2284_{\text{s}}$
<i>Alpheus carlae</i>						
Males	4.8–10.6 (7.3 ± 1.9)	2.0–16.5 (10.3 ± 2.3)	3.0–7.0 (4.6 ± 0.9)	1.4–4.4 (2.7 ± 0.7)	1.2–3.2 (1.7 ± 0.5)	2.3–5.3 (3.4 ± 0.7)
Females	4.9–11.1 (7.3 ± 1.4)	2.0–13.7 (8.4 ± 1.6)	2.4–6.2 (3.7 ± 0.8)	1.4–4.0 (2.2 ± 0.5)	2.0–5.7 (2.6 ± 0.7)	2.7–6.2 (4.1 ± 0.9)
Test	$t = -0.43_{\text{ns}}$	$U = 5262_{\text{s}}$	$t = 9.07_{\text{s}}$	$U = 5305_{\text{s}}$	$U = 1312_{\text{s}}$	$U = 5342_{\text{s}}$
<i>Alpheus estuariensis</i>						
Males	6.2–26.5 (9.0 ± 1.7)	8.7–27.1 (12.9 ± 2.4)	3.7–9.9 (5.5 ± 1.0)	2.3–6.1 (3.4 ± 0.6)	1.4–5.5 (2.3 ± 0.5)	3.1–10.2 (4.7 ± 0.8)
Females	5.8–16.1 (9.4 ± 1.8)	8.2–19.3 (11.9 ± 2.1)	3.2–8.9 (5.1 ± 1.0)	1.4–5.9 (3.0 ± 0.6)	2.9–11.5 (3.8 ± 1.1)	3.6–10.0 (5.2 ± 1.2)
Test	$t = -3.12_{\text{s}}$	$U = 5289_{\text{s}}$	$t = 6.35_{\text{s}}$	$t = 7.25_{\text{s}}$	$U = 1171_{\text{s}}$	$U = 4994_{\text{s}}$
<i>Alpheus nuttingi</i>						
Males	5.1–16.5 (9.8 ± 2.2)	7.1–19.2 (12.8 ± 3.0)	3.4–9.4 (5.5 ± 1.3)	1.9–6.3 (3.5 ± 0.9)	1.5–4.0 (2.4 ± 0.5)	2.6–6.7 (4.1 ± 0.8)
Females	6.1–14.3 (9.1 ± 2.4)	6.0–15.0 (8.2 ± 2.0)	2.9–8.0 (4.5 ± 0.9)	1.8–4.7 (2.9 ± 0.6)	2.1–6.8 (3.7 ± 1.3)	2.7–10.5 (4.7 ± 1.5)
Test	$t = 2.43_{\text{s}}$	$U = 3732_{\text{s}}$	$U = 4179_{\text{s}}$	$U = 4528_{\text{s}}$	$U = 3091_{\text{s}}$	$U = 6767_{\text{s}}$

Table 2 Regression analysis between the propodus height (PH) and sternite width (SW) versus the Carapace Length (CL) of six species of *Alpheus* Fabricius, 1798. The equations are shown separately for males and females, juveniles (Juv) and adults (Ad). N = number of individuals; Y = dependent variable; X = independent variable; R² =determination coefficient.* $p < 0.0001$

Species	Group	n	Regression ($y = bx + a$)	R ²	T-Student (H0: $b=1$)*	Allometry
<i>A. angulosus</i>						
Males	Juv	22	PH = 1.50CL+0.588	0.88	12.4	+
	Ad	116	PH = 0.97CL+0.197	0.8	20.9	-
Females	Juv	29	PH = 1.06CL-0.381	0.73	8.5	+
	Ad	121	PH = 0.78CL-0.128	0.65	14.9	-
Females	Juv	55	SW = 1.06CL-0.398	0.83	16.1	+
	Ad	110	SW = 0.93CL-0.240	0.52	10.8	-
<i>A. bouvieri</i>						
Males	Juv	54	PH = 1.04CL-0.248	0.78	13.3	+
	Ad	110	PH = 1.02CL-0.222	0.83	19	+
Females	Juv	69	PH = 1.06CL-0.280	0.82	17.7	+
	Ad	134	PH = 0.85CL-0.120	0.7	17	-
Females	Juv	81	SW = 1.04CL-0.371	0.86	21.8	+
	Ad	132	SW = 0.79CL-0.139	0.43	9.2	-
<i>A. buckupi</i>						
Males	Juv	85	PH = 1.28CL-0.482	0.8	8.2	+
	Ad	137	PH = 1.02CL-0.225	0.8	19.9	+
Females	Juv	96	PH = 1.26CL-0.498	0.67	13.9	+
	Ad	148	PH = 0.70CL-0.236	0.72	19.7	-
Females	Juv	125	SW = 0.93CL-0.321	0.76	19.8	-
	Ad	149	SW = 1.20CL-0.493	0.76	21.6	+
<i>A. carlae</i>						
Males	Juv	42	PH = 1.04CL-0.291	0.81	13.9	+
	Ad	127	PH = 1.02CL-0.209	0.84	25.4	+
Females	Juv	47	PH = 1.06CL-0.355	0.85	15.9	+
	Ad	147	PH = 0.88CL-0.196	0.72	19.2	-
Females	Juv	80	SW = 0.94CL-0.307	0.8	17.6	-
	Ad	131	SW = 1.06CL-0.330	0.61	14.1	+
<i>A. nuttingi</i>						
Males	Juv	62	PH = 1.12CL-0.266	0.9	19.9	+
	Ad	115	PH = 1.02CL-0.358	0.86	34.1	+
Females	Juv	67	PH = 1.06CL-0.346	0.86	19	+
	Ad	127	PH = 0.60CL+0.068	0.63	13.9	-
Females	Juv	80	SW = 0.86CL-0.282	0.76	15.5	-
	Ad	131	SW = 1.27CL-0.580	0.87	28.1	+
<i>A. estuariensis</i>						
Males	Juv	99	PH = 1.41CL-0.604	0.71	13.6	+
	Ad	395	PH = 0.92CL-0.139	0.8	37.2	-
Females	Juv	77	PH = 1.54CL-0.731	0.73	16.3	+
	Ad	355	PH = 0.83CL-0.105	0.79	38.2	-

	Juv	123	SW = 1.12CL-0.422	0.82	25.8	+
Females	Ad	332	SW = 1.19CL-0.453	0.78	37.7	+

Table 3 Analyses of covariance (ANCOVA) of the relationships Propodus Length (PL), Pleura Width (PLW), and *Appendix Masculina* Length (AML) versus the Carapace Length (CL), comparing juveniles and adults of six species of *Alpheus* Fabricius, 1798. s = significant difference ($p < 0.05$); ns = non-significant difference ($p > 0.05$); (a) = Intercept; (b) = Slope.

SPECIES	RELATIONS	SEX	ANCOVA <i>F</i> (a)	ANCOVA <i>F</i> (b)
<i>A. angulosus</i>	CL vs PL	Male	29.14 s	12.99 s
		Female	22.51 s	5.33 s
	CL vs PLW	Female	23.08 s	0.036 s
		Male	12.6 s	30.04 s
	CL vs PH	Female	18.5 s	6.2 s
		Male	15.7 s	1.3 s
<i>A. buckupi</i>	CL vs SW	Female	15.7 s	1.3 s
		Male	1.00 ns	4.91 s
	CL vs PL	Male	15.68 s	5.47 s
		Female	21.12 s	42.7 s
	CL vs PLW	Female	9.16 s	10.13 s
		Male	2.1 ns	0.05 ns
<i>A. bouvieri</i>	CL vs PL	Female	2.1 ns	7.5 s
		Male	2.09 s	6.7 s
	CL vs SW	Female	2.09 s	6.7 s
		Male	2.34 ns	9.14 s
	CL vs PLW	Female	12.63 s	3.61 s
		Male	13.02 ns	0.00 ns
<i>A. carlae</i>	CL vs PL	Female	11.01 s	11.01 s
		Male	45.5 s	9.6 s
	CL vs PH	Female	24.8 s	45.4 s
		Male	6.2 s	12.7 s
	CL vs SW	Female	6.2 s	12.7 s
		Male	6.38 s	20.70 s
<i>A. estuariensis</i>	CL vs PL	Male	11.84 s	0.39 ns
		Female	16.85 s	6.57 s
	CL vs PLW	Female	62.5 s	5.89 s
		Male	39 s	0.31 ns
	CL vs PH	Female	12.7 s	4.5 s
		Male	21.2 s	1.54 s
<i>A. estuariensis</i>	CL vs SW	Female	21.2 s	1.54 s
		Male	2.14 ns	64.64 s
	CL vs AML	Male	2.14 ns	64.64 s
		Female	56.8 s	37.9 s
<i>A. estuariensis</i>	CL vs PL	Female	111.8 s	180.3s
		Male	55.59 s	3.06 s
	CL vs PLW	Female	55.59 s	3.06 s
		Male	64.7 s	55 s

		Female	122.6 s	127 s
	CL vs SW	Female	7.2 s	1.8 ns
	CL vs AML	Male	32.04 s	59.22s
<i>A. nuttingi</i>	CL vs PL	Male	0.808 s	0.80 ns
		Female	32.88 s	31.97 s
	CL vs PLW	Female	28.08 s	31.61 s
	CL vs PH	Male	0.73 ns	3.2 ns
		Female	26.5 s	41.7 s
	CL vs SW	Female	3.6 s	32.4 s
	CL vs AML	Male	1.12 ns	48.99 s

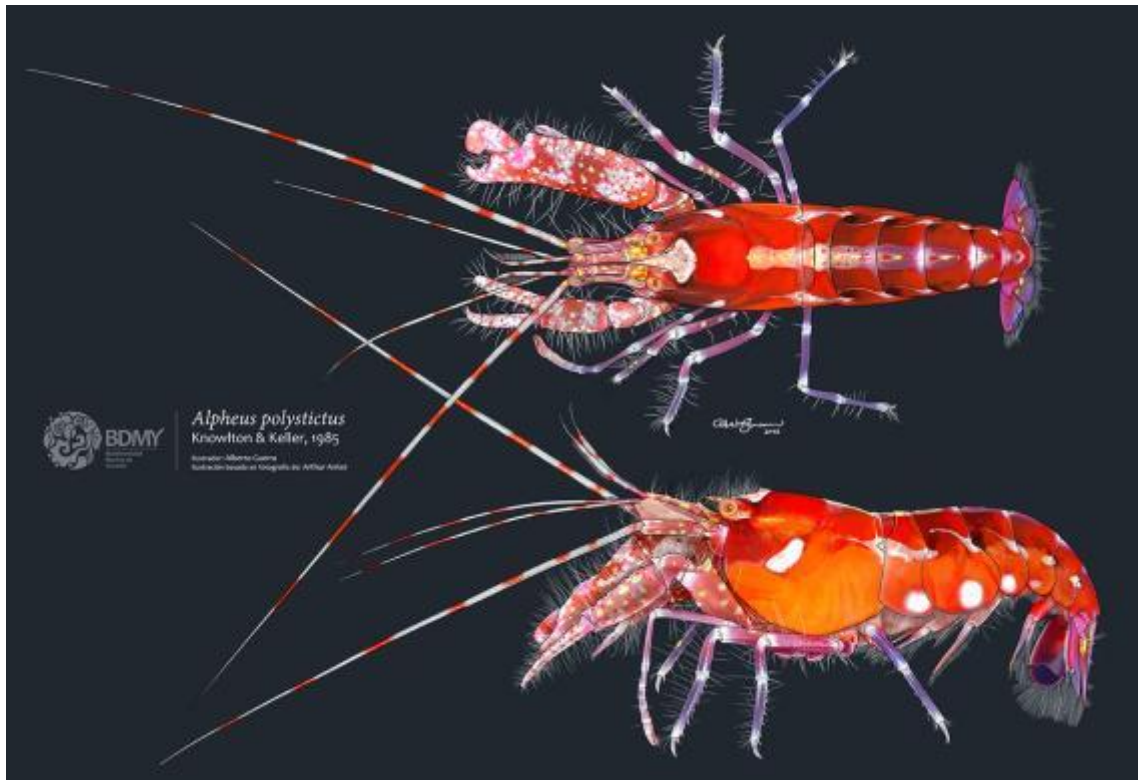
Table 4 Comparisons of the regression slopes of the relationship body mass (BM) *versus* chelipeds mass (CM) of males and females of six species of *Alpheus* Fabricius, 1798.

Species	Relationship	Sex	Slope (<i>b</i>)	F	<i>P</i>	Sexual difference
<i>A. angulosus</i>	BM vs CM	Male x Female	1.044 x 1.030	80.33	< 0.005	M > F
<i>A. bouvieri</i>	BM vs CM	Male x Female	1.063 x 0.987	0.00225	< 0.005	M > F
<i>A. buckupi</i>	BM vs CM	Male x Female	1.030 x 1.029	754	< 0.005	M > F
<i>A. carlae</i>	BM vs CM	Male x Female	1.147 x 1.094	135.6	< 0.005	M > F
<i>A. estuariensis</i>	BM vs CM	Male x Female	1.078 x 1.079	128	< 0.005	M < F
<i>A. nuttingi</i>	BM vs CM	Male x Female	1.029 x 0.913	348.7	< 0.005	M > F

Table 5 Comparison of body mass (BM), cheliped mass (CM), and ratio (CM/BM) between males and females of six species of *Alpheus* Fabricius, 1798. Abbreviations are mean (M), standard deviation (SD). The T-test value refers to the comparison of the rate CM/BM.

Species	Mass (g) Body (M ± SD)	Cheliped (M ± DP)	Investment (CM/BM)%	T test P- value
<i>Alpheus angulosus</i>				
Males	0.03 ± 0.016	0.016 ± 0.009	35%	< 0.0001
Females	0.03 ± 0.014	0.008 ± 0.006	22%	
<i>Alpheus buckupi</i>				
Machos	0.027 ± 0.025	0.016 ± 0.016	39%	< 0.0001
Fêmeas	0.022 ± 0.021	0.007 ± 0.008	34%	
<i>Alpheus bouvieri</i>				
Males	0.02 ± 0.06	0.008 ± 0.006	35%	> 0.0001
Females	0.016 ± 0.009	0.008 ± 0.005	33%	
<i>Alpheus carlae</i>				
Males	0.031 ± 0.022	0.015 ± 0.012	32%	< 0.0001
Females	0.029 ± 0.020	0.008 ± 0.006	22%	
<i>Alpheus estuariensis</i>				
Males	0.056 ± 0.057	0.024 ± 0.016	29%	< 0.0001
Females	0.060 ± 0.050	0.019 ± 0.015	23%	
<i>Alpheus nuttingi</i>				
Males	0.054 ± 0.048	0.029 ± 0.031	33%	< 0.0001
Females	0.047± 0.045	0.014 ± 0.012	26%	

Social monogamy in five species of snapping shrimps of the genus Alpheus Fabricius, 1798 (Caridea: Alpheidae): a populational approach



Social monogamy in five species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Caridea: Alpheidae): a populational approach

Costa-Souza, A.C.^{a*}; Souza, J.R.B.^a & Almeida, A.O.^a

^aUniversidade Federal de Pernambuco (UFPE), Centro de Biociências, Departamento de Zoologia, Avenida Professor Moraes Rêgo, 1235, Cidade Universitária. 50670-901 Recife, Pernambuco, Brazil.

*Corresponding author: accostabio@yahoo.com.br

Abstract

Several studies with *Alpheus* Fabricius, 1798 report populations of this snapping shrimps as monogamous. However, few behavioral and/or population studies have been carried out to adequately verify the mating system of the taxa. The objective of this study was to verify if populations of *Alpheus angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* and *A. nuttingi* from Pernambuco, northeastern Brazil, are monogamous based on population data. If these species are monogamous, the populations must presented higher frequency of individuals living in pairs, and theses pairs must be more often than expected by chance alone; males paired are observed with females regardless of their reproductive condition; existence of size-assortative pairing and little pronounced sexual dimorphism regarding body size and chelipeds weaponry among pairs. For this, data as frequency of occurrence of paired vs. individuals living solitary and in groups, frequency distribution by size-class, frequency of occurrence of pairs with breeding and non-breeding females, the stage of embryonic development in embryos of paired breeding females, the sexual dimorphism between pairs and the correlation between the size of the pairs were obtained and analyzed. For these analyzes, the following measures were taken: carapace length (CL), propodus length (PL) of the major chelipeds; propodus heigth (PH), propodus width (PW), sternite width (SW) second abdominal somite and second abdominal pleura widht (PIW). Of the five species, *A. angulosus*, *A. bouvieri* and *A. carlae* had greater occurrences of heterosexual pairs. In *A. nuttingi* and *A. estuariensis*, solitary shrimps prevailed, however, many heterosexual pairs were observed, especially in *A. nuttingi*. In *A. nuttingi*, the solitary ones were distributed in the smaller classes of CL. The five species pre-

sented pairs whose females carried embryos at different stages of development. Paired males and females had the CL very similar and individuals tended to pair with size similares. Males of *A. angulosus*, *A.carlae*, *A. nuttingi* and *A. estuariensis* presented the cheliped more robust than females, with the exception of *A. bouvieri*, which was similar in measurements between the sexes, indicating the existence of competition between the males. The measures SW and PLH were much higher in females. Lastly, it was concluded that in the five species there are strong indications of monogamy; however, the long-lasting heterosexual pairing can be undone, having exchanged partners.

Key words: Crustacea, Decapoda, Mating system, Populational structure, Intertidal.

1. Introduction

In crustaceans, social monogamy is defined as a mating system wherein two adult individuals (gonochoristic or hermaphroditic) associate not only with reproductive purpose, but also to share and protect their refuge for an indefinite period, exceeding one reproductive event (Baeza, 2010; Correa and Thiel, 2003). However, recognizing if a species/population is monogamous and estimating how long is the time of the pairing behavior is not simple. The ideal would be individual's behavioral observation *in situ* throughout the life cycle. In many cases, mainly in species of cryptic habits, this analysis is not feasible.

Some population studies with decapod crustaceans attested/refuted the existence of monogamy based on populational data such as: observed frequency of individuals living solitary, in pairs and or in aggregations, the sex of paired individuals, the frequency of pairs formed by breeding and non-breeding females in each stage of embryonic development, the existence of sexual dimorphism and the existence of association or symbiosis with other organisms (Baeza, 2008, 2010; Baeza et al. 2011, 2016; Pescinelli et al. 2016; Barroso et al. 2018).

According to those studies, monogamous populations present higher frequency of individuals living in pairs; non-random population distribution (pairs are found more often than expected by chance alone); males paired with females regardless of their reproductive condition, i.e., with non-breeding females and breeding in different stages of embryonic development; size-assortative pairing and absent or little pronounced sexual dimorphism regarding body size and chelipeds weaponry (Baeza, 2008; Baeza et al. 2011, 2016). All these population characteristics may have been evolutionarily shaped in simbiotic species that remain almost all their lives inside the body of small and little abundant host species, and when these refuges are scarce and predation risk away from refuges is high (Baeza and Thiel, 2007; Baeza et al. 2016; Thiel and Baeza, 2001).

Monogamy has been often reported in caridean shrimps (Correa and Thiel, 2003; Chak et al. 2015; Pescinelli et al. 2016). Currently, monogamous or supposedly monogamous carideans are distributed among families Gnathophyllidae, Hippolytidae, Lysmatidae, Palaemonidae and Alpheidae (Correa and Thiel, 2003). Alpheidae stands out from the others because it has a higher number of species cited in the literature with monogamous or possibly monogamous populations, e.g., *Alpheopsis chilensis* Coutière, 1896 (Chile), *Alpheus angulosus* McClure, 2002 (USA and Brazil), *A. armatus* Rathbun, 1901 (Jamaica), *A. bellulus* Miya & Miyake, 1969 (Japan), *A. brasileiro* Anker, 2012 (Brazil), *A. buckupi* Almeida, Terossi, Araújo-Silva & Mantelatto, 2013 (Brazil), *A. carlae* Anker, 2012 (Brazil), *A.*

estuariensis Christoffersen, 1984 (Brazil), *A. heterochaelis* Say, 1818 (USA), *A. idiocheles* Coutière, 1905 (Micronesia), *A. inca* Wicksten & Méndez, 1981 (Chile), *A. lobidens* De Haan, 1849 (Iran), *A. normanni* Kingsley, 1878 (USA) and *Synalpheus stimpsonii* (De Man, 1888) (Papua New Guinea) (Atkinson et al. 2003; Boltaña and Thiel, 2001; Costa-Souza et al. 2014; Dabbagh et al. 2012; Knowlton, 1980; Kropp, 1987; Mathews, 2002a, 2002b; Nolan and Salmon, 1970; Pescinelli et al. 2016; Rahman et al. 2001, 2002, 2003; Soledade et al. 2018; VandenSpiegel et al. 1998; Yanagisawa, 1984). However, few alpheid populations, mostly of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 had their mating system properly evaluated based on behavioral and/or populational studies.

Behavioral studies *ex situ* with some species of *Alpheus*, including those monogamous, demonstrated that individuals naturally form pairs (male and female), protect their refuge from conspecific intruders and cooperate in shelter maintenance (Dabbagh et al. 2012; Mathews, 2002a, 2002b; Nolan and Salmon, 1970; Yanagisawa, 1984), indicating that pairing behavior has not only aim reproduction. These behavioral aspects influence the structure of the population, been possible to identify evidence of monogamy based on the analysis of the population characteristics (see Baeza, 2008; Baeza et al. 2011, 2016; Pescinelli et al. 2016).

With more than 300 described species, the snapping shrimps of the genus *Alpheus* are the most diverse of the family Alpheidae (Almeida et al. 2014; De Grave and Fransen, 2011). These shrimps are mainly distributed in the intertidal and shallow subtidal in hard and soft bottoms of marine and estuarine areas, in tropical and subtropical regions (Soledade and Almeida, 2013). Populations of many species are abundant, being easily observed and collected enabling accomplish population studies. In spite of its wide diversity and abundance, there are still few studies investigating the mating system of species of *Alpheus*.

Based on the analysis of some aspects of the population structure, we tested the occurrence of monogamy in five species of *Alpheus* from northeastern Brazil: *A. angulosus*, *A. bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878, *A. carlae*, *A. estuariensis* and *A. nuttingi* (Schmitt, 1924). The target species are widely distributed in the Western Atlantic. The four former species are commonly found under rocks in the intertidal and *A. estuariensis* is found in burrows on muddy bottoms in estuarine environments (Almeida and Mantelatto, 2013; Almeida et al. 2012; Anker, 2012; Anker et al. 2007, 2009; Christoffersen, 1984).

The main indicatives of monogamy evaluated in these species were: (i) distribution pattern of shrimps, and the frequency of paired individuals vs. single or groups, (ii) the frequency of pairs with breeding and non-breeding females, (iii) the stage of embryonic devel-

opment in paired breeding females, (iv) the sexual dimorphism among the paired individuals and (v) the existence of size assortative-pairing.

2. Materials and Methods

2.1 Study area and Sampling design

Alpheus angulosus, *A. bouvieri*, *A. carlae* and *A. nuttingi* were collected at Praia do Paraíso (8°21'29.1"S 34°57'00.0"W), Municipality Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, northeastern Brazil. *Alpheus estuariensis* was collected in the estuary of the Paripe River, Municipality of Itamaracá, Pernambuco (7°48'38.0"S 34°51'22.1"W). At the two localities, sampling was carried out during August 2015, February and August 2016, and February 2017.

Each study site was sampled during low tide with an effort of 4 hours per day, with four people collecting at the same time. Specimens of *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* and *A. nuttingi* were collected from refuges (= spaces underneath boulders) by hand or using small hand-fishing nets. Immediately after capture, all individuals collected were placed separately (solitaries, in pairs, trios, etc.) in the plastic bag filled with water from the locality and transported to the laboratory. In the laboratory, all shrimps were kept frozen for further analysis.

Alpheus estuariensis were captured from within the burrows (= refuges) they construct in mudflats using a yabbie pump (diameter = 50 mm, length= 70 cm). Each burrow was pumped up a total of five times to ensure that all shrimps present in each burrow were captured and to standardize sampling effort per shelter. Pumped sediment from each burrow was sieved using a 1.8 mm fine mesh sieve and all shrimps separated from the sand grains were placed into individual plastic bags for transportation to the laboratory. For all species, the number of shrimps per burrow was recorded during sampling.

2.2 Laboratory procedures

For each studied species, the sex of each shrimp was determined based on the presence (in males) or absence (in females) of *appendices masculina* on the endopod of the second pair of pleopods as well as the presence (in females) or absence (in males) of embryos underneath the abdomen (Bauer, 2004). Each shrimp was photographed under a stereomicroscope and the software ImageJ 1.45s (Rasband, 2006) was used to measure (precision = 0.01 mm) the following body parts: carapace length (CL), propodus length (PL), height (PH), and width (PW) of the major cheliped, and sternite width (SW) and pleura width (PIW) of the second abdominal segment (Fig. 1).

In the case of breeding females, embryo masses underneath the abdomen were classified according to their embryo developmental stage following Wehrtmann (1990): early stage (I) = embryos with no evidence of eyes and yolk occupying 75–100% of embryo volume; intermediate stage (II) = embryos with small and elongated eyes, and yolk occupying about 50–75% of embryo volume; late stage (III) = embryos with well-developed eyes and yolk occupying 25–50% of embryo volume. Some females carried apparently infertilized eggs (whitish, small in size), not classifiable, as described by Costa-Souza et al. (2014). Females carrying a few late embryos ($n = 1 - 10$ embryos) underneath the abdomen were considered to have recently hatched their embryos.

2.4 Mating system evaluation

2.4.1 Populations distribution and male-female association pattern

We explored whether or not the different studied species of *Alpheus* are monogamous. For this purpose, we first examined whether or not the distribution (i.e., the frequency of occurrence of refuges with different numbers of shrimps) of the five species differed from a random distribution. We compared the observed distribution (i.e., frequency of occurrence of refuges with one, two, three or more shrimps) with the Poisson distribution (Elliot, 1983) using a Chi-square test of goodness of fit (Sokal and Rohlf, 1981). The Poisson distribution describes random occurrences when the probability of occurrence of an event (i.e., presence of a shrimp individual on a refuge) is low (as in this study). If significant differences between expected Poisson and observed distribution were observed, specific frequencies between the observed and expected distributions were compared by subdivision of the Chi-square test and using the sequential Bonferroni correction to adjust probability (p) values, avoiding errors when conducting multiple statistical tests (Zar, 2010).

To determine whether the sexes were randomly distributed among shrimp pairs inhabiting the same refuge, the observed distribution was compared with the binomial distribution. The expected random frequencies of distribution of the different sexes were calculated based on the proportion of males and females recorded in the population for each studied species of shrimp. A Chi-square test of goodness of fit was used to inspect for significant differences between observed and expected (binomial) distributions (Sokal and Rohlf, 1981).

2.4.2 Females's reproductive condition

We observed the frequency of breeding and non-breeding females among solitary and paired individuals. A Chi-square test of goodness of fit was used to inspect for significant

difference. Additionally, the frequency of paired breeding females carrying embryos in stage I, II e III was analyzed. The existence of difference was verified using Chi-square Test of Independence.

2.4.3 Sexual dimorphism

We tested whether or not the different studied species of shrimps exhibited sexual dimorphism in CL, PL, PH, PW, SW and PIW. The mean values of each variable were compared using Student's paired t-Test. Assumptions of normality and homogeneity of variances were evaluated using the Kolmogorov–Smirnov and Levene tests, respectively, and found to be satisfactory before conducting the t-test.

We explored the relationship between PL or PH or PW or SW or PIW and body size of shrimps (CL) using the allometric model $y = ax^b$ and (Hartnoll 1978, 1982). The slope b of the log-log least-squares linear regression represents the rate of exponential increase ($b > 1$) or decrease ($b < 1$) of the claw with a unit of increase in body size of shrimps. To determine if the relationship deviates from linearity, a t-test was used to test if the estimated slope b deviates from the expected slope of unity (Sokal and Rohlf, 1981). If, e.g., the cheliped grows more or less than proportionally with a unit increase in body size of shrimps, then the slope should be greater or smaller than the unity, respectively (Hartnoll, 1978; Huxley, 1950). Lastly, differences in the size and growth rate (slope b) of the major cheliped between the sexes were determined using an analysis of covariance (ANCOVA). Finally, the existence of a correlation (CL) between paired males and females was verified using Pearson's linear correlation.

3. Results

3.1 Populations distribution and male-female association pattern

We captured a total of 300 specimens of *A. angulosus*, 393 of *A. bouvieri*, 374 of *A. carlae*, 403 of *A. nuttingi* and 806 of *A. estuariensis*. The total sex ratio (M:F) was unbiased in *A. angulosus* (147:153; $\chi^2 = 0.12$, $df = 1$, $p = 0.7728$), *A. bouvieri* (182:211; $\chi^2 = 2.14$, $df = 1$, $p = 0.1578$), *A. carlae* (174:200; $\chi^2 = 1.807$, $df = 1$, $p = 0.1961$) and *A. nuttingi* (204:199; $\chi^2 = 0.62$, $df = 1$, $p = 0.8421$), and females biased in *A. estuariensis* (391:415; $\chi^2 = 12.55$, $df = 1$, $p = 0.0005$).

The number of shrimps per host refuge varied between 1 and 2 (mean $\pm$ s.d. = 1.65 ± 0.5 shrimps/refuge-1) in *A. angulosus*, 1 and 3 (1.61 ± 0.5 shrimps/refuge-1) in *A. bouvieri*, 1

and 2 (1.59 ± 0.49 shrimps/refuge-1) in *A. carlae*, 1 a 6 (1.41 ± 0.48 shrimps/refuge-1) in *A. estuariensis*, and 1 a 6 (1.41 ± 0.55 shrimps/refuge-1) in *A. nuttingi*.

The population distribution of the five species differed significantly from a Poisson random distribution (Chi-square test of goodness of fit: *A. angulosus* $\chi^2 = 110.34$, df = 6, $p < 0.0001$; *A. bouvieri* $\chi^2 = 130.37$, df = 6, $p < 0.0001$; *A. carlae* $\chi^2 = 130.13$, df = 6, $p < 0.0001$; *A. estuariensis* $\chi^2 = 149.32$, df = 6, $p < 0.0001$; *A. nuttingi* $\chi^2 = 148.17$, df = 6, $p < 0.0001$). In *A. angulosus*, *A. bouvieri* and *A. carlae* the disparity between observed and expected distributions was explained by the relatively large number of refuges used by shrimp pairs and relatively small number of refuges hosting solitary shrimps compared to the numbers expected by chance alone. In *A. estuariensis* and *A. nuttingi* the number of refuges harboring solitary was relatively large compared to paired individuals, and both were higher than expected by chance alone (Fig. 2).

In *A. angulosus* we observed 66 solitary shrimps (25 males and 31 females), 122 paired shrimps distributed in 120 heterosexual pairs and 2 homosexual (Table 1); in *A. bouvieri* we observed 97 solitary shrimps (36 males and 61 females), 145 paired shrimps distributed in 141 heterosexual and 4 homosexual pairs; in *A. carlae* we observed 93 solitary shrimps (31 males and 62 females), 139 paired shrimps distributed in 138 heterosexual pairs, and 1 homosexual pair; in *A. estuariensis* we observed 363 solitary shrimps (151 males and 212 females), 209 paired shrimps distributed in 190 heterosexual pairs, and 19 homosexual pairs. Finally, in *A. nuttingi* a total of 173 solitary shrimps (92 males and 81 females), 113 paired shrimps distributed in 108 shrimps heterosexual pairs, and 5 homosexual pairs were observed. Among pairs, there was a predominance of heterosexual pairs in the five species (Chi-square test of goodness of fit: *A. angulosus* $\chi^2 = 112.20$, df = 1, $p < 0.0001$; *A. bouvieri*: $\chi^2 = 127.59$, df = 1, $p < 0.0001$; *A. carlae* $\chi^2 = 133.05$, df = 1, $p < 0.0001$; *A. estuariensis*: $\chi^2 = 138.27$, df = 1, $p < 0.0001$; *A. nuttingi*: $\chi^2 = 92.07$, df = 1, $p < 0.0001$).

The values of the carapace length obtained for paired and solitary females and males of the five species are in Table 1. In *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* and *A. estuariensis*, solitary and paired individuals were more frequent in intermediate size-classes (Fig. 3). In *A. nuttingi*, paired individuals predominated in the intermediate size-classes and the solitary in smaller classes (CL), being observed a displacement of the frequencies between these groups (Fig.3).

Table 1 Refuges hosting shrimps and number of male (M) and female (F) shrimps living solitaires, in pairs, trios, quartets, quintets and sextets of the five species of *Alpheus* Fabricius, 1798.

Species	Refuges with shrimps (<i>n</i> : number of individuals)					
	1	2	3	4	5	6
	(<i>n</i>)	(<i>n</i>)	(<i>n</i>)	(<i>n</i>)	(<i>n</i>)	(<i>n</i>)
<i>A. angulosus</i>	(25 - M) (31 - F)	(120 - MF) (1 - FF) (1 - MM)	0	0	0	0
<i>A. bouvieri</i>	(36 - M) (61 - F)	(141 - MF) (3 - FF) (1 - MM)	(1 - MMM) (1 - FFF)	0	0	0
<i>A. carlae</i>	(31 - M) (62 - F)	(138 - MF) (1 - MM)	0	0	0	0
<i>A. estuariensis</i>	(151 - M) (212 - F)	(190 - MF) (6 - FF) (13 - MM)	(1 - MMM) (1 - MMF) (5 - MFF)	(1 - MMMF) (1 - MMFF)	(1 - MMMMF)	(1 - MMMFFF)
<i>A. nuttingi</i>	(92 - M) (81 - F)	(108 - MF) (2 - FF) (3 - MM)	0	0	0	(1 - FFFFFFF)

Table 2 Minimum (Min) and maximum (Max) size, mean (M) and standard deviation (SD) of carapace length (CL) of solitary and paired males and females of the five species of *Alpheus* Fabricius, 1798. Measurements in millimeters.

Species	Solitaires				Paired			
	Males		Females		Males		Females	
	CL (Min. - Max.)	CL (M. ± SD)	CL (Min. - Max.)	CL (M. ± SD)	CL (Min. - Max.)	CL (M. ± SD)	CL (Min. - Max.)	CL (M. ± SD)
<i>A. angulosus</i>	2.9 - 8.7	6.3 ± 1.5	3.0 - 9.7	6.3 ± 1.9	2.4 - 9.2	6.6 ± 1.6	2.4 - 10.4	6.7 ± 1.8
<i>A. bouvieri</i>	1.8 - 12.1	5.3 ± 2.1	2.0 - 8.5	5.4 ± 1.4	2.1 - 8.3	5.1 ± 1.2	1.8 - 10.1	5.5 ± 1.5
<i>A. carlae</i>	2.3 - 10.6	6.0 ± 2.0	2.4 - 9.7	5.9 ± 2.1	1.5 - 10.5	6.7 ± 1.9	1.6 - 10.2	6.7 ± 1.9
<i>A. estuariensis</i>	2.0 - 26.5	8.0 ± 2.6	2.0 - 14.0	7.4 ± 2.9	2.8 - 15.5	8.5 ± 1.8	3.5 - 14.7	8.8 ± 2.1
<i>A. nuttingi</i>	2.2 - 13.4	6.3 ± 2.4	1.9 - 14.2	5.8 ± 2.3	2.6 - 16.5	9.4 ± 3.0	2.4 - 14.3	9.0 ± 2.9

3.2 Females' reproductive condition

Non-breeding were more frequent among solitary females of *A. angulosus*, *A. carlae*, *A. nuttingi* and *A. estuariensis*. On the other hand, most of the solitary females of *A. bouvieri* were carrying embryos (Table 3). Among the paired individuals, breeding females were more frequent in *A. angulosus*, *A. bouvieri* and *A. estuariensis*. In *A. carlae* and *A. nuttingi*, there was no significant difference between the frequencies of paired breeding and non-breeding females (Table 4).

Table 3 Number of breeding and non-breeding females among shrimps living solitary and in pairs in five species of *Alpheus* Fabricius, 1798. Chi-square test of females' reproductive condition, d.f. (degrees of freedom) = 1; s: $p < 0.05$ significant; ns: $p > 0.05$ non significant.

Species	Solitaries		Chi-Square	Paired		Chi-Square
	Non-breeding	Breeding	χ^2 value	Non-breeding	Breeding	χ^2 value
<i>Alpheus angulosus</i>	22	9	4.6 s	41	79	11.4 s
<i>Alpheus bouvieri</i>	13	46	17.3 s	48	96	15.3 s
<i>Alpheus carlae</i>	41	21	5.8 s	65	73	0.3 ns
<i>Alpheus nuttingi</i>	76	3	65.6 s	55	53	0.009 ns
<i>Alpheus estuariensis</i>	109	82	3.5 s	52	138	38 s

Among the paired breeding females, females with embryos in stage I of development predominated in *A. angulosus*, *A. carlae*, *A. nuttingi* and *A. estuariensis*. However, in *A. bouvieri*, females with embryos in final stage predominated (Table 4).

Table 4 Stages of embryo development of paired breeding females of five species of *Alpheus* Fabricius, 1798. * I, II and III: embryo stages; LH: females in final phase of larval hatching; IN: Infertile eggs.

Species	Embryo stage					Chi-Square test		
	I	II	III	IN	LH	χ^2 value	DF	p value
<i>Alpheus angulosus</i>	48	12	8	6	5	86.8	4	< 0.001
<i>Alpheus bouvieri</i>	27	18	44	1	6	61.6	4	< 0.001
<i>Alpheus carlae</i>	41	10	7	7	8	60.1	4	< 0.001
<i>Alpheus nuttingi</i>	23	10	15	2	3	28.8	4	< 0.001
<i>Alpheus estuariensis</i>	50	19	26	16	27	25.8	4	< 0.001

3.3 Sexual dimorphism among the pairs

There was no significant difference between mean CL of paired males and females (t-test paired = 0.408; $p = 0.683$) of *A. angulosus* and *A. carlae* (t-test paired = -0.316; $p = 0.752$). In *A. bouvieri*, females were larger than males (t-test paired = 2.65; $p < 0.005$). In *A. nuttingi* (t-test paired = 2.65; $p < 0.005$) and *A. estuariensis* (t-test paired = 4.47; $p < 0.005$), males were larger than females. Strong positive correlations were observed between the CL of the paired individuals (Fig. 4), showing the existence of size assortative-pairing.

Major cheliped PL, PH and PW were larger in males of *A. angulosus*, *A. carlae*, *A. nuttingi* and *A. estuariensis* (Table 5), demonstrating the existence of sexual dimorphism relative to the size and robustness of this appendage. On the other hand, in *A. bouvieri* there was no significant difference, demonstrating the absence of dimorphism in the chelipeds. The abdominal measures (PLW and SW) were statistically larger in the females of the five species (Table 5).

The relation PL vs CL demonstrated positive allometric growth in males of the five species, with the cheliped developing in larger proportions than the carapace (Fig. 5) (Table 6). The females' regressions of *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* and *A. estuariensis* also showed positive allometry; however, females of *A. nuttingi* showed negative allometry in PL vs CL relationship (Fig. 4). The ANCOVA oneway analyses revealed a significant difference between the slope of the regression (PL vs. CL) between sexes in all species, indicating higher absolute growth in proportion of the PL in males of *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae*, *A. nuttingi*, and *A. estuariensis* (Table 6).

Table 5 Morfometric variables of the major chelipeds [propodus length (PL), height (PH) and width (PW)], and pleurae of second abdominal segment [width (PIW) and esternite width (EW)] in males and females and tests statistic values for each species of *Alpheus* Fabricius, 1798 (Min = minimum; Max = maximum; M = mean; SD = standard deviation; all measurements in millimeters).

Species	PL (Min-Max/M $\pm$ SD)	PH (Min-Max/ M $\pm$ SD)	PW (Min-Max/ M $\pm$ SD)	PIW (Min-Max/ M $\pm$ SD)	EW (Min-Max/ M $\pm$ SD)
<i>Alpheus angulosus</i>					
Males	2.5 - 14.7 (9.2 $\pm$ 3.3)	1.0 - 6.0 (3.9 $\pm$ 1.3)	0.6 - 4.0 (2.3 $\pm$ 0.9)	0.5 - 3.0 (1.6 $\pm$ 0.4)	0.7 - 5.4 (3.0 $\pm$ 0.8)
Females	2.5 - 12.3 (7.2 $\pm$ 2.9)	1.0 - 4.8 (3.0 $\pm$ 1.2)	0.6 - 3.1 (1.7 $\pm$ 0.7)	0.7 - 5.2 (2.7 $\pm$ 1.0)	1.1 - 5.8 (3.3 $\pm$ 1.1)
t-Test (p-value)	7.49 (p < 0.001)	8.38 (p < 0.001)	9.06 (p < 0.001)	15.14 (p < 0.001)	4.70 (p < 0.001)
<i>Alpheus bouvieri</i>					
Males	3.0 - 12.7 (6.6 $\pm$ 3.2)	1.2 - 5.4 (2.7 $\pm$ 1.3)	0.7 - 3.3 (1.6 $\pm$ 0.8)	0.4 - 2.6 (1.3 $\pm$ 0.4)	0.7 - 3.8 (2.1 $\pm$ 0.6)
Females	2.4 - 12.5 (6.8 $\pm$ 3.1)	0.4 - 5.3 (2.8 $\pm$ 1.3)	0.6 - 3.5 (1.6 $\pm$ 0.8)	0.6 - 4.6 (2.1 $\pm$ 0.7)	0.8 - 4.7 (2.6 $\pm$ 0.9)
t-Test (p-value)	0.45 (p = 0.653)	0.54 (p = 0.583)	0.36 (p = 0.719)	13.10 (p < 0.001)	6.19 (p < 0.001)
<i>Alpheus carlae</i>					
Males	2.0 - 16.5 (9.0 $\pm$ 3.6)	1.7 - 6.5 (3.9 $\pm$ 1.5)	0.5 - 4.4 (2.3 $\pm$ 1.0)	0.6 - 3.2 (1.8 $\pm$ 0.6)	1.1 - 5.3 (3.1 $\pm$ 0.9)
Females	2.0 - 13.7 (7.1 $\pm$ 3.0)	1.3 - 6.0 (3.1 $\pm$ 1.3)	0.5 - 3.7 (1.8 $\pm$ 0.8)	0.6 - 4.7 (2.7 $\pm$ 1.0)	0.7 - 6.2 (3.4 $\pm$ 1.3)
t-Test (p-value)	6.54 (p < 0.001)	6.49 (p < 0.001)	7 (p < 0.001)	14.53 (p < 0.001)	4.39 (p < 0.001)
<i>Alpheus nuttingi</i>					
Males	3.0 - 19.2 (11.4 $\pm$ 5.2)	1.2 - 8.2 (5.0 $\pm$ 2.3)	0.7 - 6.3 (3.2 $\pm$ 1.6)	0.5 - 4.0 (2.3 $\pm$ 0.8)	0.9 - 6.3 (4.0 $\pm$ 1.4)
Females	2.4 - 15.0 (8.3 $\pm$ 4.4)	1.0 - 8.0 (3.6 $\pm$ 0.2)	0.6 - 4.7 (2.3 $\pm$ 1.2)	0.5 - 6.8 (3.3 $\pm$ 1.6)	1.0 - 10.5 (4.3 $\pm$ 2.0)
t-Test (p-value)	6.27 (p < 0.001)	5.92 (p < 0.001)	6.49 (p < 0.001)	9.96 (p < 0.001)	3.33 (p < 0.001)
<i>Alpheus estuariensis</i>					
Males	3.5 - 21.6 (12.2 $\pm$ 2.8)	1.2 - 9.0 (5.2 $\pm$ 1.2)	0.9 - 7.8 (3.2 $\pm$ 0.8)	0.5 - 5.0 (2.1 $\pm$ 0.6)	1.2 - 7.1 (4.3 $\pm$ 1.0)
Females	3.9 - 18.8 (11.4 $\pm$ 2.6)	1.2 - 8.2 (4.8 $\pm$ 1.1)	0.9 - 5.8 (2.9 $\pm$ 0.8)	0.8 - 6.8 (3.4 $\pm$ 1.2)	1.6 - 10 (4.7 $\pm$ 1.4)
t-Test (p-value)	9.40 (p < 0.001)	9.61 (p < 0.001)	5.74 (p < 0.001)	20.35 (p < 0.001)	7.18 (p < 0.001)

Table 6 Relative growth between propodus (PL) and carapace length (CL) in paired males and females of *Alpheus* Fabricius, 1798. Dependent variable (Y), independent variable (X), determination coefficient (R^2 adjusted), t (t-test value), (s): $p < 0.0001$.

Species	Y	X	Equation regression	R ²	t	Type of allometry	ANCOVA between regressions	Sexual di-morphism
<u><i>Alpheus angulosus</i></u>								
Males	PL	CL	y = 1.563x - 1.282	0.89	29.79 ^s	+	F = 151.1*; d.f. = 1 F = 37.16**	M > F
Females	PL	CL	y = 1.082x - 0.513	0.78	19.42 ^s	+		
<u><i>Alpheus bouvieri</i></u>								
Males	PL	CL	y = 1.565x - 0.492	0.9	33.36 ^s	+	F = 24.9; d.f. = 1 F = 17.9	M > F
Females	PL	CL	y = 1.302x + 0.492	0.89	32.09 ^s	+		
<u><i>Alpheus carlae</i></u>								
Males	PL	CL	y = 1.547x - 0.9612	0.91	36.53 ^s	+	F = 202.5; d.f. = 1 F = 59.7	M > F
Females	PL	CL	y = 1.091x + 0.4001	0.85	26.94 ^s	+		
<u><i>Alpheus nuttingi</i></u>								
Males	PL	CL	y = 1.274x + 0.430	0.93	37.78 ^s	+	F = 117.9; d.f. = 1 F = 44.8	M > F
Females	PL	CL	y = 0.867x + 2.005	0.76	16.72 ^s	-		
<u><i>Alpheus estuariensis</i></u>								
Males	PL	CL	y = 1.537x - 0.983	0.9	40.95 ^s	+	F = 159; d.f. = 1 F = 58.2	M > F
Females	PL	CL	y = 1.1596x + 0.974	0.87	36.07 ^s	+		

4. Discussion

In the five species of *Alpheus* studied the mean quantity of shrimps observed in the refuges did not exceed more than two individuals per shelter, indicating that these populations do not live in aggregations. Besides, *A. angulosus*, *A. bouvieri* and *A. carlae* presented highest frequency of pairs and non-random distribution of individuals, i.e., a high probability of finding paired individuals in a population is more the expected by chance alone. Thus, our data supported the existence of social monogamy in such species, as observed in other decapod populations (Baeza, 2008; Baeza et al. 2011; Baeza et al. 2016; Pfaller et al. 2014; Pescinelli et al. 2016).

Differently, solitary shrimp were a little more frequent in *A. nuttingi* and much more numerous in *A. estuariensis*. In *A. nuttingi*, the majority of solitary individuals was observed in the smallest CL size-classes (Fig. 4). The mean CL of these individuals was smaller than that of the paired shrimps (Table 2). These results may indicate the following situations for the *A. nuttingi*: smaller individuals do not form pairs because they are not sexually mature or they are not able to maintain the pair and/or staying in the refuge, being more easily evicted from the shelter by a more able conspecific, as observed in behavioral studies with *A. angulosus* and *A. heterochaelis* (Mathews, 2002b; Rahman et al. 2003). These results do not exclude the existence of social monogamy in *A. nuttingi*, they indicate that monogamy may occur, but late.

In *A. estuariensis*, on the other hand, the predominance of solitary individuals may result of the habit of the species, which lives inside complex burrows in mudflats, as well as of the sampling method. Although pumping is the most viable sampling method in this type of habitat, the complexity of burrows (with several openings and internal channels) facilitates shrimps escape when they feel the disturbance in the sediment caused by pumping, may happen loss of individuals (Costa-Souza et al. 2014).

Recently, two populations of *A. estuariensis* from northeastern Brazil were analyzed (Barroso et al. 2018). The hypothesis of monogamy was refuted in both populations, and the data fitted with the pure-search the mating system [male search for females just to mate. To search efficiently, these males roam through the population and continually contact conspecifics until they find a receptive female (see concept in Correa and Thiel, 2003)], although the number of heterosexual pairs was relatively higher, the distribution of the populations did not differ from a random distribution, and the number of shrimp inhabiting the burrows anole was slightly higher. Abundance and structural complexity of refuges, where the predation risk

becomes low, may facilitates the passage of males between galleries, increasing their mating opportunities, not being favorable to monogamy.

The dominance of paired individuals is one of the most important population aspects in the analysis of the mating system, because this behavior is a product of the population lifestyle, of the interactions in the community (association with other animals) and of the behavior of the species which led to the evolution of social monogamy. The monogamy in crustaceans is an adaptation to the cryptic lifestyle (or in cases of symbiosis with specific hosts of small sizes that do not support many individuals – see Baeza and Thiel, 2007), where the refuges are disperse and scarce in an environment with high rates of predation/competition. Furthermore, the species may exhibit low population density, limiting the encounter between the sexual partners (Knowlton, 1980; Thiel and Baeza, 2001; Correa and Thiel, 2003).

The species of *Alpheus* are of cryptic habit, living in heterogeneous environments of high biological diversity, with high rates of competition for resources and predation. Many populations are few in number compared to other decapod crustaceans, the individuals are territorialist, with highly pronounced agonistic behavior, being difficult to observe more than two individuals in the same refuge (Hughes et al. 2014; Nolan and Salmon, 1970; Rahman et al. 2003, 2004). Therefore, we may infer that the ecological niche of shrimps of this group, including *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae*, *A. nuttingi* and *A. estuariensis*, contributes to the development/evolution of monogamy.

Males of the five studied species paired both with breeding and non-breeding females carrying embryo masses in initial, intermediate and final stages of embryonic development. Moreover, pairs formed by males and females apparently carrying unfertilized eggs (possibly newly released) and others in final phase of larval hatching were also observed. These population traits are strong indicators that males remain with females throughout the incubation period (Baeza, 2008; Baeza et al. 2016; Pescinelli et al. 2016), perhaps remaining until the next reproductive event (Correa e Thiel, 2003; Rahman et al. 2002).

The period of embryonic development until larval hatching in some species of *Alpheus* was estimated to last from 3 to 4 weeks (Knowlton, 1973; Tracey et al. 2013). If males pair only for mating, the frequency of pairs formed by males and females carrying embryos in all stages of developed is expected to be very low. Other fact that favors the staying of the males is that populations of tropical crustaceans present a continuous reproductive cycle [observed in other populations of *A. estuariensis*, *A. carlae*, *A. nuttingi* and *A. dentipes* (Costa-Souza et al. 2014; Fernandez-Muñoz and García-Raso, 1989; Mossolin et al. 2006; Pavanelli et al. 2010)], and, soon after larvae release, the females become sexually receptives in a short time

(Bauer, 2004; Chack et al. 2015; Mathews, 2003), ensuring to males the possibility of reproduction with the same female. Furthermore, the male genetic contribution may influence “paternal care” and the staying of the male next to the offspring, which was observed in an experimental study with *A. angulosus* (Mathews, 2007).

In populations with “search and attend” mating system (Correa and Thiel, 2003), in which males are found with females only for copulation, only the occurrence of pairs with non-breeding females (close to starting the reproductive moult) or with infertilized eggs is observed (Baeza et al., 2016; Diesel, 1986; Van der Meeren, 1988), which is not the case of *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae*, *A. nuttingi* and *A. estuariensis*.

However, we observed some solitary females of the five species carrying embryos, although the largest of them were non-breeding (see Table 3). The presence of breeding solitary females is characteristic of promiscuous and free-living species (Baeza et al. 2016; Thiel and Baeza, 2007). On the other hand, in many species of sexually monogamic crustaceans, fidelity between sexual partners is not rigid; there may be abandonment or exchange of partners when environmental factors are favorable, or even when there is some connection between the refuges (Baeza, 2008; Baeza et al. 2013, 2016; Boltaña and Thiel, 2001; Knowlton, 1980; Mathews, 2002a). The presence of these females in the populations studied may signal two contexts: (1) the same paired individuals do not stay through the entire reproductive life and/or (2) males paired with these females were recently predated, since breeding females have a lower activity (Hughes et al. 2014), getting more protected in the refuge.

The last indicatives of monogamy analyzed were the existence of size-assortative pairing and of sexual dimorphism. Populations of monogamous crustaceans exhibit reduced or absence of sexual dimorphism, and this characteristic reflects the behavior of species in which males do not fight constantly for females (Baeza, 2008; Baeza and Asrey, 2011; Baeza and Thiel, 2007).

In this study, paired males and females of *A. angulosus* and *A. carlae* presented similar CL, in *A. bouvieri* and *A. estuariensis* females were slightly larger than males and in *A. nuttingi* males were slightly larger than females. In several species of *Alpheus* differences in size between the sexes are absent or very small (Costa-Souza et al. 2014; Costa-Souza et al. submitted; Harikrishnan et al. 2010; Mossolin et al. 2006; Pavanelli et al. 2008, 2010; Pescinelli et al. 2016; Soledade et al. 2018). The small size dissimilarities observed in the studied populations is another characteristic that speaks in favour of the hypothesis of monogamy in such populations. Besides that, corroborating this result in the five species of *Alpheus*, a strong trend was observed in the formation of pairs, with shrimps always paired with con-

specifics of very similar size. In *A. angulosus*, *A. carlae*, *A. estuariensis* and *A. nuttingi* the male body explained more than 75% of the variation in female body size. This tendency is well observed in species of monogamous crustaceans (Baeza, 1999, 2008; Boltaña and Thiel, 2001; Costa-Souza et al. 2014; Pescinelli et al. 2016; Rahman et al. 2002). Partners of similar size may reduce loss of reproductive potential for both sexes (Diesel, 1986; Rahman et al. 2002).

Males of *A. angulosus*, *A. carlae*, *A. nuttingi* and *A. estuariensis* presented larger/more robust chelipeds than females, different from that observed in *A. bouvieri* where there were no differences between the sexes. In male/female pairs of *A. angulosus*, *A. buckupi* and *A. carlae* from Bahia, Brazil, males also had larger cheliped than females (Soledade et al. 2018). These differences may indicate some degree of competition, mainly between males for females and refuges, and that the time of staying may not last for a lifetime, there being exchange of partners when appropriate, similar to that observed in other monogamous populations where males have larger chelipeds (Baeza, 2008; Baeza et al. 2011; Knowlton, 1980; Pfaller et al. 2014).

The analysis of relative growth showed that in males and females of *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae* and *A. estuariensis*, and in males of *A. nuttingi*, the cheliped develops in larger proportions than the carapace. However, in females of *A. nuttingi*, had the major cheliped developed in a smaller proportion. However, the proportion of increase in growth of this appendage in relation to the body was higher in males in the five species, confirming the existence of differences in the development of this appendage among the sexes.

The cheliped in *Alpheus* is a fundamental structure for survival, used in defense against predators, in prey capture, defense of the sexual partner and in the construction and protection of the refuges, presenting similar function in males and females (Anker et al. 2006; Versluis et al. 2000; Hughes et al. 2014). Behavioral studies with *A. heterochaelis* and *A. angulosus* revealed a contrast between the sexual dimorphism of the major cheliped and the level of aggression between the sexes, being the females more aggressive in the territory defense, although they presentsmaller chelipeds, and that the aggressiveness of the females may contribute to the maintenance of the pairing (Hughes et al. 2014). However, it is still not clear how the level of aggressiveness is decisive for the maintenance of monogamy. In addition, there are indications that energy expenditure on embryo production may decrease the energetic allocation to the cheliped in females after maturity (Costa-Souza, unpublished results; Hughes et al. 2014).

Differently, the abdominal features of females of *A. angulosus*, *A. bouvieri*, *A. carlae*, *A. estuariensis* and *A. nuttingi* were larger than in males, evidencing sexual dimorphism. For these structures the biological implications are clear since in caridean shrimps females carry embryos underneath the abdomen until larval hatching (Bauer, 2004).

5. Conclusion

The frequency of paired individuals vs. single or in groups (trios, quartets, etc.), the frequency of pairs formed by males and breeding and non-breeding females, the females' reproductive condition and the size-assortative pairing in the populations of *A. angulosus*, *A. bouvieri* and *A. carlae* indicate that they are monogamous. In the case of *A. nuttingi*, the results on frequency distribution demonstrated higher tendency for finding solitary individuals; however, the solitary individuals were much smaller than the paired, indicating that pairing behavior may took place later in this species. In *A. estuariensis*, the type of habitat of the species and the complexity of their burrows may facilitate the escape of shrimp at the time of pumping, underestimating the actual number of pairs. However, the other indicatives observed were similar to those of the monogamous species, not rejecting the possibility of monogamy in *A. nuttingi* and *A. estuariensis*. Lastly, the sexual differences in the chelipeds and the existence of solitary embryo-carrying females indicated that monogamy in the five species is not rigid, that heterosexual pairing may not last long, due to possible competition between males by females or refuge.

Acknowledgements: To the team of the Laboratório de Biologia de Crustáceos da UFPE, and to Laboratório de Cultivo de Meiofauna Marinha e Ecotoxicologia da UFPE. To Maria Laís Vieira, Thais Kananda and João Victor Nunes for support during the laboratory procedures, and to Ricardo Paiva and Flávio Almeida for their help in the samplings. ACC-S would like to thank the teacher Juan Antonio Baeza for support in analysis, and for sharing their knowledge. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001 (doctorate's scholarship to ACC-S). AOA is thankful to the “Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico” (CNPq) for the Research Scholarship support (305939/2015-7).

6. References

- Almeida, A.O., Mantelatto, F.L.M., 2013. Extension of the southern distributions of three estuarine snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea: Alpheidae) in South America. *Crustaceana* 86, 1715–1722.
- Almeida, A.O., Terossi, M., Araújo-Silva, C.L., Mantelatto, F.L., 2013. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. *Zootaxa* 652, 437–452.
- Almeida, A.O., Terossi, M., Mantelatto, F.L., 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* 36, 53–71.
- Anker, A., Ahyong, S.T., Noël, P.Y., Palmer, A.R., 2006. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. *Evolution* 60, 2507–2528.
- Anker, A., Hurt, C., Knowlton, N., 2007. Three transisthmian snapping shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae: *Alpheus*) associated with innkeeper worms (Echiura: Thalassematidae) in Panama. *Zootaxa* 1626, 1–23.
- Anker, A., Hurt, C., Knowlton, N., 2009. Description of cryptic taxa within the *Alpheus bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878 and *A. hebes* Abele & Kim, 1988 species complexes (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zootaxa* 2153, 1–23.
- Anker, A., 2012. Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species. *Zootaxa* 3386 1–109.
- Anker, A., 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.
- Anker, A., Marin, I.N., Pachele, P.P.G., Tomoyuki, K., 2016. Redescription of *Alpheus vladivostokiensis* (Vinogradov, 1950), a large and conspicuous snapping shrimp from the northern Sea of Japan (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Zootaxa*. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4127.1.10>
- Atkinson, R.J.A., Gramitto, M.E., Frogli, C., 2003. Aspects of the biology of the burrowing shrimp *Alpheus glaber* (Olivi) (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from the Central Adriatic. *Ophelia* 57, 27–42.

- Baeza, J.A., Thiel, M., 2007. The mating system of symbiotic crustaceans. A conceptual model based on optimality and ecological constraints, in: Duffy, J.E., Thiel, M. (Eds.), Reproductive and Social Behavior: Crustaceans as Model Systems. Oxford University Press, Oxford, pp. 245–255.
- Baeza, J.A., 2008. Social monogamy in the shrimp *Pontonia margarita*, a symbion of *Pinctada mazatlantica*, off the Pacific coast of Panama. Marine Biology 153, 387–395.
- Baeza, A., 2010. The symbiotic lifestyle and its evolutionary consequences: social monogamy and sex allocation in the hermaphroditic shrimp *Lysmata pederseni* Naturwissenschaften 97, 729–741. <https://doi.org/10.1007/s00114-010-0689-4>
- Baeza, J.A., Asorey, C.M., 2011. Testing the role of male-male competition in the evolution of sexual dimorphism: a comparison between two species of porcelain crabs. Bio J Linn Soc 5, 548–558.
- Baeza, J.A., Bolaños, J.A., Hernandez, J. E., 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. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 407, 41–47. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.011>
- Baeza, J.A., Ritson-Williams, R., Fuentes, M.S., 2013. Sexual and mating system in a caridean shrimp symbiotic with the winged pearl oyster in the Coral Triangle. J Zool. 289, 172–181.
- Baeza, J.A., Simpson, L., Ambrosio, L.J., Guéron, R., Mora, N., 2016. Monogamy in a Hyper-Symbiotic Shrimp. PlosOne. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149797>
- Bauer, R.T., 2004. Remarkable shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans, University of Oklahoma Press, Norman.
- Boltaña, S., Thiel, M., 2001. Associations between two species of snapping shrimp *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 81, 633–638.
- Chak, S.T.C., Bauer, R., Thiel, M., 2015. Social Behaviour and Recognition in Decapod Shrimps, with Emphasis on the Caridea, in: Aquiloni L., Tricarico, E. (eds.), Social Recognition in Invertebrates. Springer International Publishing, Cham, Switzerland, pp.57–84.
- Christoffersen, M.L., 1984. The western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea. Caridea), with the description of a new species. Papéis Avulsos de Zoologia 35, 189–208.

- Correa, C., Thiel, M., 2003. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. *Revista Chilena de Historia Natural* 76, 187–203.
- Costa-Souza, A.C., Rocha, S.S., Bezerra, L.E.A., Almeida, A.O., 2014. Breeding an heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 35, 593–603. <https://doi.org/10.1163/1937240X-00002258>
- Dabbagh, A-R., Kamrani, E., Taherizadeh, M.R., 2012. Studies on Social Monogamy in the Snapping Shrimp, *Alpheus lobidens* De Haan, 1849. *Asian Journal of Animal and Veterinary Advances* 7, 361–365. <https://doi.org/10.3923/ajava.2012.361.365>
- De Grave, S., Fransen, C.H.J.M., 2011. Carideorum catalogus: The recent species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen* 85, 195–589.
- Diesel, R., 1986. Optimal mate searching strategy in the symbiotic spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda). *Ethology* 72, 311–328.
- Fernández-Muñoz, R., García-Raso, J.E., 1987. Study of a population of *Alpheus dentipes* Guérin, 1832 from calcareous bottoms in the southern Spain. *Investigaciones Pesqueras* 51, 343–359.
- Grafen, A., Ridley, M., 1983. A model of mate guarding. *J Theor Biol.* 102, 549–567.
- De Grave, S., Li, C.P., Tsang, L.M., Chu, K.H., Chan, T.-Y. 2014. Unweaving hippolytoid systematics (Crustacea, Decapoda, Hippolytidae): resurrection of several families. *Zoologica Scripta* 43, 496–507.
- Harikrishnan, M., Unnikrishnan, U., Maju, M.S., Greeshma, A.R.R., Kurup, B.M., 2010. Size at sexual maturity, egg number and reproductive output of the snapping shrimp *Alpheus euphrosyne euphrosyne* De Man, 1987. *Invertebrate Reproductive and Development* 54, 195–202.
- Hughes, M., Williamson, T., Hollowell, K., Vickery, R., 2014. Sex and Weapons: Contrasting Sexual Dimorphisms in Weaponry and Aggression in Snapping Shrimp. *Ethology: international journal of behavioural biology* 120, 1–13.
- Knowlton, R.E., 1973. Larval development of the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* Say, reared in the laboratory. *Journal of Natural History* 7, 273–306.
- Knowlton, N. 1980. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair-bonding snapping shrimp. *Evolution* 34, 161–173.

- Mathews, L.M., 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*)? Behavioural Ecology and Sociobiology 51, 426–432. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0465-3>
- Mathews, L.M., 2002b. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. Animal Behaviour 63, 767–777.
- Mathews, L.M., 2003. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: male snapping shrimp prefer to associate with high-value females. Behavioral Ecology 14, 63–67.
- Mathews, L.M., 2007. Evidence for high rates of in-pair paternity in the socially monogamous snapping shrimp *Alpheus angulosus*. Aquatic biology 55, 55–62.
- Mossolin, E.C., Shimizu, R.M., Bueno, S.L.S., 2006. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, southeastern Brazil. Journal of Crustacean Biology 26, 48–54.
- Nolan, B.A., Salmon, M., 1970. The behavior and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochaelis* and *Alpheus normanni*). Forma et functio 2, 289–335.
- Oliveira, M.V., Costa-Souza, A.C., Guimarães, F.J., Almeida, A.O., Baeza, J.A., 2015. Observations on the life history of a rare shrimp, *Salmones carvachoi* (Crustacea: Caridea: Alpheidae), a possible simultaneous hermaphrodite. Marine Biodiversity Records 8, e141. <https://doi.org/10.1017/S1755267215001219>
- Pavanelli, C.A.M., Mossolin, E.C., Mantelatto, F.L., 2008. Reproductive strategy of the snapping shrimp *Alpheus armillatus*, H. Milne-Edwards, 1837 in the South Atlantic: fecundity, egg features, and reproductive output. Invertebrate Reproduction and Development 52, 123–130.
- Pavanelli, C.A.M., Mossolin, E.C., Mantelatto, F.L., 2010. Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects on offspring performance in the snapping shrimp *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Alpheidae). Animal Biology 60, 237–247.
- Pescinelli, R.A., Davanzo, T.M., Costa, R.C., 2016. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. <https://doi.org/10.1017/S0025315416000904>
- Pfaller, J.B., Alfaro-Sigheto, J., Giffoni, B., Ishihara, T., Mangel, J.C., Peckham, S.H., Bjørndal, K.A., Baeza, J.A., 2002. Social monogamy in the crab *Planes major*, a facultative symbiont of loggerhead sea turtles. J Exp Mar Biol Ecol. 461, 124–132.

- Rahman, N., Dunham, D.W., Govind, C., 2002. Size-assortative pairing in the big-clawed snapping shrimp, *Alpheus heterochelis*. Behavior 139, 1433–1468.
- Rahman, N., Dunham, M.D.W., Govind, C., 2003. Social monogamy in the big clawed snapping shrimp *Alpheus heterochaelis*. Ethology 109, 457–473.
- Rahman, N., Dunham, D.W., Govind, C.K., 2004. Mate choice in the big-clawed in the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* Say, 1818. Crustaceana 77, 95–111.
- Santos, M.A.C., Coelho, P.A., 2001. Crustacea Decapoda of the Paripe River Estuary, Pernambuco, Brazil. Hidrobiologia 449, 77–79.
- Soledade, G.O., Almeida, A.O., 2013. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. Nauplius 21, 89–122.
- Soledade, G.O., Santos, P.S., Araújo, M.S.L.C., Matelatto, F.L., Almeida, A.O. 2018. Heterossexual pairing in three *Alpheus* (Crustacea: Alpheidae) snapping from northeastern Brazil. Vie et Milieu 68, 1–9.
- Thiel, M., Baeza, J.A., 2001. Factors affecting the social behavior of symbiotic Crustacea: a modelling approach. Symbiosis 30, 163–190.
- Tracey, E.R., Pereira, A.N., Hughes, M., Korey, C., 2013: The embryonic development of the snapping shrimp, *Alpheus angulosus* (McClure 2002) (Decapoda: Caridea). Crustaceana 86, 1367–1381.
- Van Der Meeren, G.I., 1994. Sex- and size-dependent mating tactics in a natural population of shore crabs *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura). J Anim Ecol. 63, 307–314.
- Verluis, M., Schimitz, B., Von Der Heydt, A., Lohse, D., 2009. How Snapping Shrimp Snap: Through cavitating bubbles. Science 289, 2114–2117.
- Wehrmann, I.S., 1990. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmitti* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). Revista de Biología Tropical 38, 327–329.
- Wickler, W., Seibt, U., 1983. Monogamy: an ambiguous concept, in: Bateson, P. Mate Choice. Bateson PPG (Eds.). Cambridge, Cambridge University Press pp. 33–50.
- Yanagisawa, Y., 1984. Studies on the interspecific relationship between gobiid fish and snapping shrimp. 2. Life history and pair formation of snapping shrimp *Alpheus floridanus*. Publ. Seto. Mar. Biol. Lab. 29, 93–116.
- Zar, J.H., 1999. Biostatistical Analysis thirt. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey 662 pp.

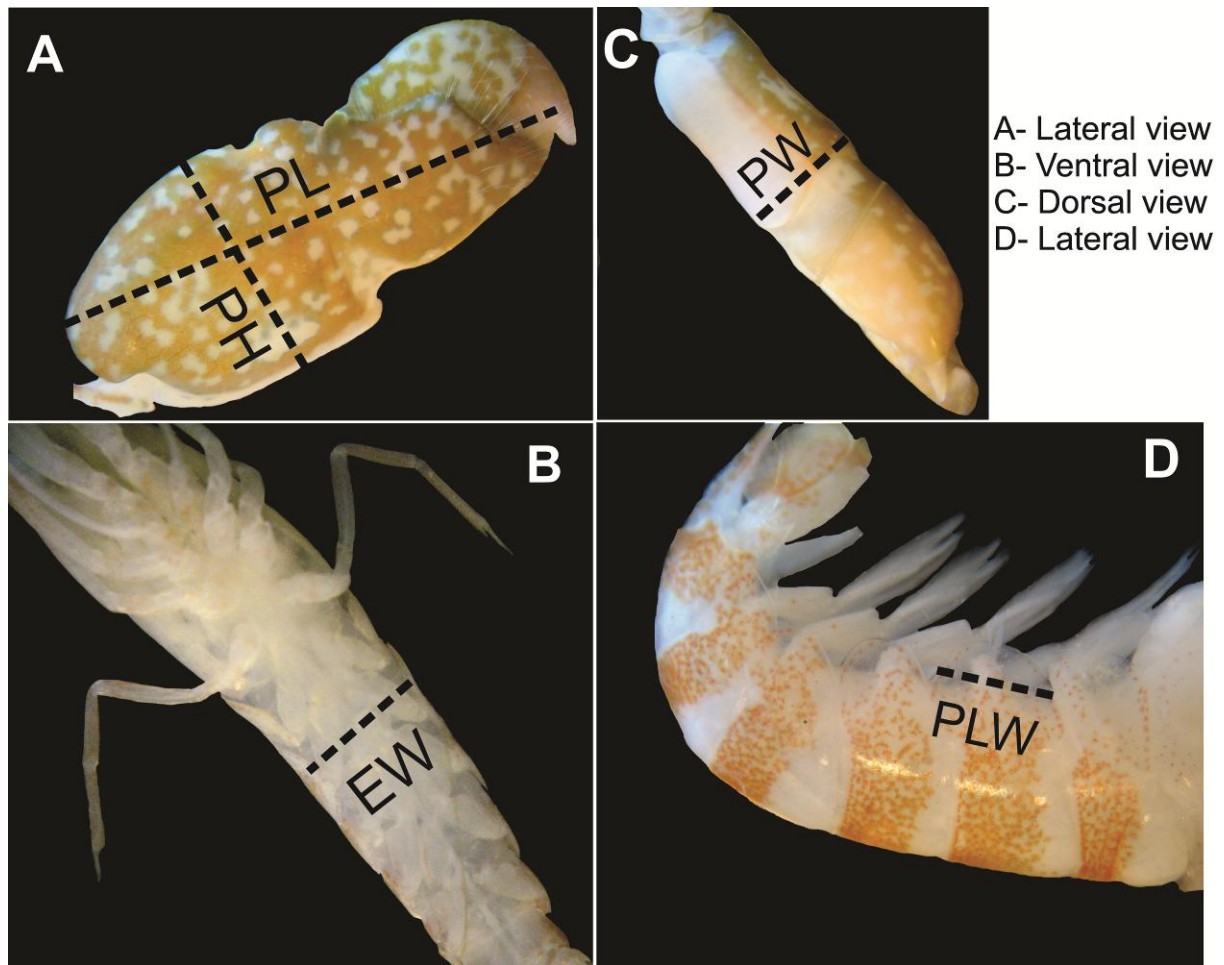


Figure 1. Morphometrics obtained from each shrimp of the five species of *Alpheus* Rafinesque, 1815. Carapace Length (CL), Propodus Length (PL), Propodus Height (PH); = Propodus Width (PW), Pleura Width (PLW) and Esternit Width (EW). Specimen of *A. carlae* represented.

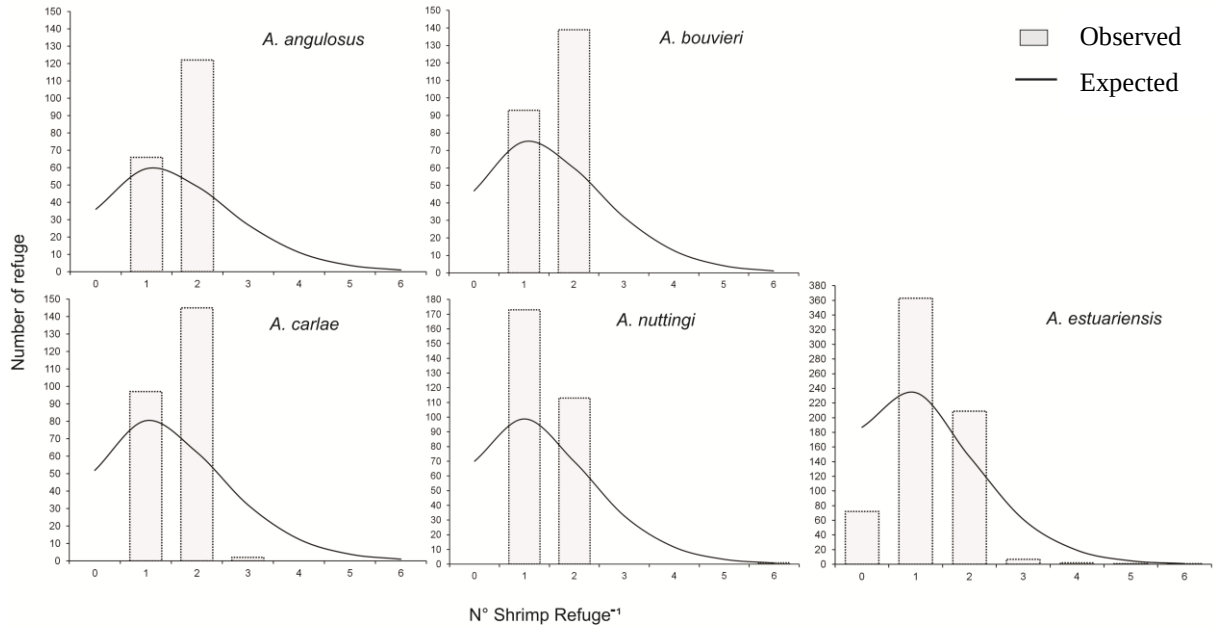


Figure 2. Population distribution of of the five species of *Alpheus* Rafinesque, 1815. Observed frequency of shrimps on hosts differed significantly from an expected Poisson random distribution.

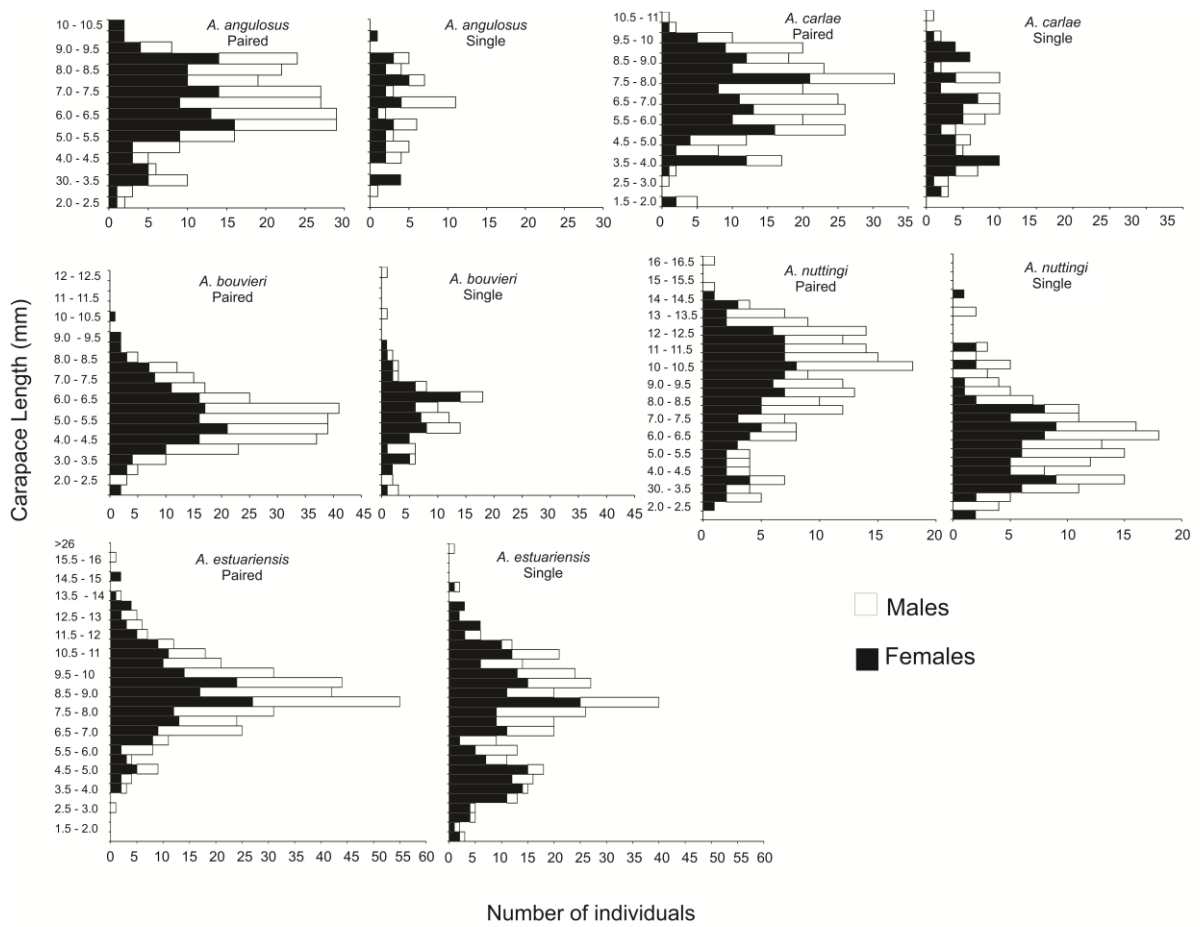


Figure 3. Frequency distributions in CL classes of solitaires and pairs (males and females) of the five species of *Alpheus* Rafinesque, 1815. White bars represent the males and Black bars the females.

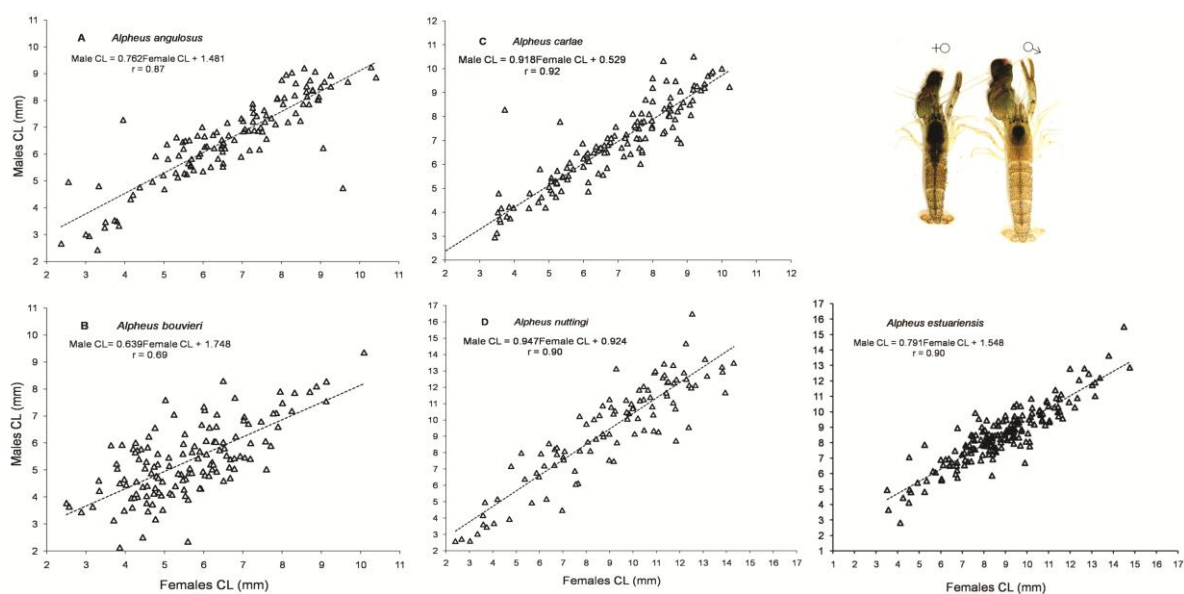


Figure 4. Relation between the carapace length (CL, mm) of males and females paired of the five species of *Alpheus* Rafinesque, 1815.

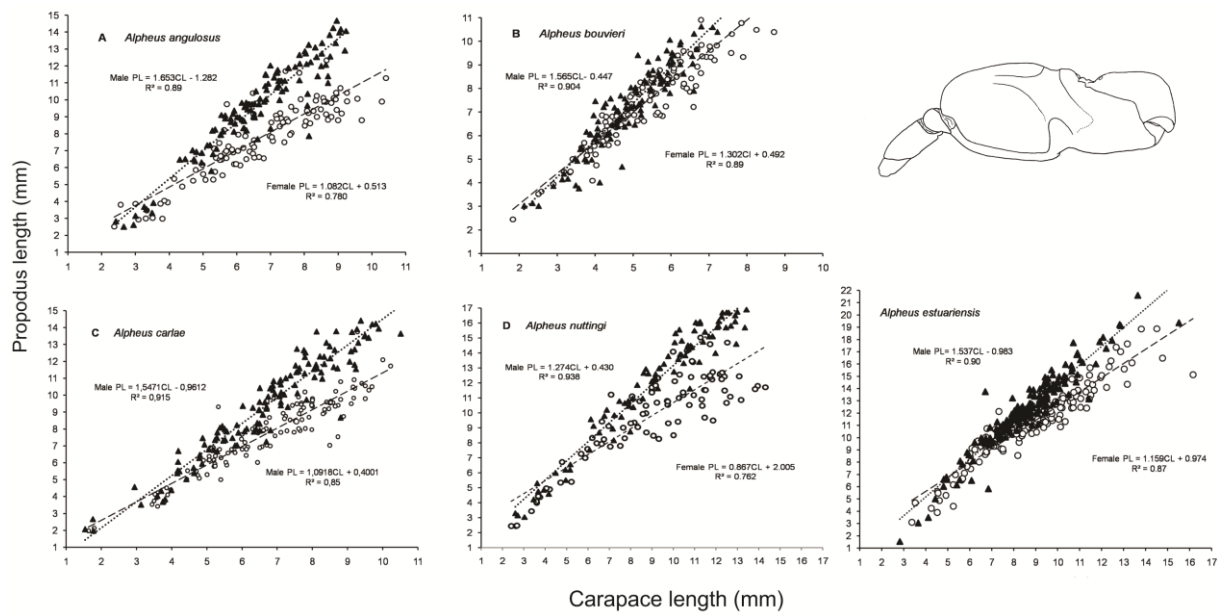


Figure 5. Relative growth of the Propodus Length (PL) in function of Carapace Length (CL) in males and females of the five species of *Alpheus* Rafinesque, 1815.

4 CONCLUSÃO

Os camarões *Alpheus* são um grupo muito diverso e rico na comunidade marinha, sendo um dos mais abundantes crustáceos decápodes da macrofauna bêntica. Contudo, a maioria dos estudos ecológicos (populacionais) está concentrada em outros grupos de crustáceos (como os dos caranguejos), principalmente os de interesse econômico. Os resultados apresentados nesta tese contribuíram para ressaltar a importância deste táxon tão pouco estudado, estimular outros grupos de pesquisa a desenvolverem estudos com Alpheidae, principalmente com espécies da costa brasileira, onde há uma grande abundância de indivíduos, e acrescentar com novas descobertas ecológicas ao conhecimento da biologia de *Alpheus*.

A partir dos nossos dados, pode-se verificar que muitas características morfológicas e reprodutivas de *Alpheus* são similares, sendo moldadas não só pela existência em simpatria das espécies, mas, provavelmente, por relações filogenéticas, apesar de algumas espécies citadas ao longo dos artigos serem geograficamente separadas. Por outro lado, as diferenças ecológicas (no que tange à produção de embriões e morfometrias) existem, sendo reflexo do modo de adaptação ao meio de cada espécie.

Os artigos gerados nesta tese irão subsidiar outras pesquisas que busquem responder questões não respondidas, e dar embasamento para geração de novas hipóteses a serem lavantadas com *Alpheus*.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, Alexandre; COSTA-SOUZA, Ana Carla; SOLEDADE, Guidomar Oliveira; SANTOS, Patricia Souza. Conquering new territories in the “new world”: the alien shrimp *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Decapoda: Alpheidae) on the coast of Pernambuco, northeastern Brazil. **Nauplius**, v. 23, p. 120-124, 2015.
- ALMEIDA, Alexandre; TEROSSI, Mariana; ARAÚJO-SILVA, Catarina.; MANTELATTO, Fernando. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. **Zootaxa**, v. 3652, p. 437–452, mai. 2013.
- ALMEIDA, Alexandre; TEROSSI Mariana; MANTELATTO, Fernando. 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**, v. 36, p. 53–71, mar. 2014.
- ANKER, Arthur. A worldwide review of stygobiotic and stygophilic shrimps of the family Alpheidae (Crustacea, Decapoda, Caridea). **Subterranean Biology**, v. 6, p. 1–16, jan. 2008.
- ANKER, Arthur. 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 (Online)**, v. 3386, p. 1–109, jul. 2012.
- ANKER, Arthur; AHYONG, Shane; NOËL, Pierre; PALMER, Richard. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. **Evolution**, v. 60, p. 2507–2528, jan. 2006.
- ANKER, Arthur; DE GRAVE, Sammy. Description of *Alpheus cedrici* sp. n., a strikingly coloured snapping shrimp (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from Ascension Island, central Atlantic Ocean. **ZooKeys**, v. 183, p. 1–15, abr. 2012.
- ANKER, Arthur; KOMAI, Tomoyuki; MARIN, Ivan. A new echiuran associated snapping shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from the Indo-West Pacific. **Zootaxa**, v. 3914, p. 441–455, jan. 2015.
- ANKER, Arthur; MARIN, Ivan; PACHELLE, Paulo; KOMAI, Tomoyuki. Redescription of *Alpheus vladivostokiensis* (Vinogradov, 1950), a large and conspicuous snapping shrimp from the northern Sea of Japan (Decapoda: Caridea: Alpheidae). **Zootaxa (Online)**, v. 4127, p. 171–184, jun. 2016.
- ANKER, Arthur; PACHELLE, Paulo. Two new snapping shrimps (Decapoda: Caridea: Alpheidae: *Alpheus*) from the tropical eastern Pacific. **Arthropoda Selecta**, v. 24, p. 247–258, out. 2015.
- ANKER, Arthur; HURT, Carla; KNOWLTON, Nancy. Three transisthmian snapping shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae: *Alpheus*) associated with innkeeper worms (Echiura: Thalassematidae) in Panama. **Zootaxa**, n. 1626, p. 1–23, out. 2007a.

ANKER, Arthur; HURT, Carla; KNOWLTON, Nancy. 2007b. Revision of the *Alpheus nuttingi* (Schmitt) species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Pacific. **Zootaxa**, n. 1577, p. 41–60, set. 2007b.

ANKER, Arthur; HURT, Carla; KNOWLTON, Nancy. Revision of the *Alpheus cristulifrons* species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Atlantic. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 88, p. 543–562, mai. 2008a.

ANKER, Arthur; HURT, Carla; KNOWLTON, Nancy. Revision of the *Alpheus websteri* Kingsley, 1880 species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with revalidation of *A. arenensis* (Chace, 1937). **Zootaxa**, n. 1694, p. 51–68, jan. 2008b.

BAUER, Raymond. **Remarkable shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans**, University of Oklahoma Press, Norman, 2004.

BARROSO, Danillo; ALVES, Douglas Fernandes; HIROSE, Gustavo. Testing the resource economic monopolization hypothesis and its consequences for the mating system of *Alpheus estuariensis* (Decapoda, Caridea, Alpheidae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, p. 1 – 9, 2018.

BRACKEN-GRISSOM, Haether; FELDER, Darryl. Provisional revision of American snapping shrimp allied to *Alpheus floridanus* Kingsley, 1878 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) with notes on *A. floridanus africanus*. **Zootaxa**, v. 4, n. 3895, p. 451–491, dez. 2014.

CHACE, Fenner. **The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition (1907- 1910), Part 5: Family Alpheidae**. Washington, D.C: Smithsonian Contributions to Zoology, 1988, 381p.

CRIALES, María Mercedes. Shrimps Associated with Coelenterates, Echinoderms, and Molluscs in the Santa Marta Region, Colombia. **Journal of Crustacean Biology**, v. 4, n 2, p. 307–317, mar.1984.

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

COSTA, Diego Leonel; SANTOS Andre Melo; SILVA Aylla Fernandes; PADILHA, Meirelles Renata; NOGUEIRA, Viviane Oliveira; WANDERLEI Ericka Brasil; BÉLANGER David; GOMES Paula Braga; PÉREZ Carlos Daniel. Biological Impacts of the Port Complex of Suape on Benthic Reef Communities (Pernambuco–Brazil). **Journal of Coastal Research**, v. 30, p. 362 – 370, 2013.

COSTA-SOUZA, Ana Carla; ROCHA, Sérgio; BEZERRA, Luis; ALMEIDA, Alexandre. Breeding and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 34, p. 593–603, set. 2014.

COSTA-SOUZA, Ana Carla; SOUZA, José Roberto; ARAÚJO, Marina; ALMEIDA, Alexandre. Population Structure of the Shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a

Tropical Estuarine Tidal Mudflat. **Thalassas**, 2017. Disponível em: < doi 10.1007/s41208-017-0036-z >. Acesso em: 24 de jan. 2018.

CHRISTOFFERSEN, Martin. The Western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea, Caridea) with the description of a new species. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 35, p. 189–208, 1984.

DE GRAVE, Sammy; FRANSEN, Charles. Carideorum catalogus: The Recent Species of the Dendobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda). **Zoologische Mededelingen**, v. 85, p. 195–589, 2011.

FARRAPEIRA, Maria Cristina Rocha. Shallow water Cirripedia of the northeastern coast of Brazil: The impact of life history and invasion on biogeography. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 392, p. 210–219, 2010.

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

HUGHES, Melissa; WILLIAMSON, Tucker; HOLLOWELL, Katheleen; VICKERY, Rachel. Sex and Weapons: Contrasting Sexual Dimorphisms in Weaponry and Aggression in Snapping Shrimp. **Ethology: international journal of behavioural biology**, v. 120, p. 1–13, jul. 2014.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Censo demográfico 2010**. Disponível em: <www.ibge.gov.br/estatísticas/novoportal/sociais/populacao/9662-censo-demografico-2010>. Acesso 03 março de 2018.

KARPLUS, Ilan. The association between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps. **Oceanography and Marine Biology Annual Review**, v. 25, p. 507–562, 1987.

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

KOMAI, Tomoyuko. A new species of the snapping shrimp genus *Alpheus* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alpheidae) from Japan, associated with the innkeeper worm *Ikedosoma elegans* (Annelida: Echiura: Echiuridae). **Zootaxa**, v. 1, n. 4058, p. 101–111, dez. 2015.

KROPP, Roy. Descriptions of some endolithic habitats for snapping shrimp (Alpheidae) in Micronesia. **Bulletin of Marine Science**, v. 41, p. 204–213, 1987.

LAMBERT, Gretchen. A Global Overview of Ascidian Introductions and Their Possible Impact on the Endemic Fauna. *The Biology of Ascidians*, p. 249–257, 2001.

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

MATHEWS, Lauren. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: male snapping shrimp prefer to associate with high-value females. **Behavioral Ecology**, v. 14, p. 63–67, 2003.

MATHEWS, Lauren. Cryptic biodiversity and phylogeographical patterns in a snapping shrimp species complex. **Molecular Ecology**, v.15, p. 4049–4063, jan. 2006.

MATHEWS, Lauren; ANKER, Arthur. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 50, p. 268–281, feb. 2009.

MOSSOLIN, Emerson; SHIMIZU, Roberto; BUENO, Sérgio Luiz. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, southeastern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 26, n. 1, p. 48–54, jan. 2006.

NEVES, Cláudio Freitas; MUEHE, Dieter. Vulnerabilidade, impactos e adaptação a mudanças do clima: a zona costeira. **Parcerias Estratégicas**, v. 13, 2008.

NOLAN, Bonnie Ann; SALMON, Michael. The behavior and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochaelis* and *Alpheus normanni*). **Forma et functio**, v. 2, p. 289–335, jan. 1970.

PAVANELLI, Caio; MOSSOLIN, Emerson; MANTELATTO, Fernando. Reproductive strategy of the snapping shrimp *Alpheus armillatus*, H. Milne-Edwards, 1837 in the South Atlantic: fecundity, egg features, and reproductive output. **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 52, n. 3, p. 123–130, dez. 2008.

PAVANELLI, Caio; MOSSOLIN, Emerson; MANTELATTO, Fernando. Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects on offspring performance in the snapping shrimp *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Alpheidae). **Animal Biology**, v. 60, p. 237–247, ago. 2010.

PESCINELLI, Régis Augusto; DAVANSO, Thiago; COSTA, Rogério. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, p. 1–8, jun. 2016.

RAHMAN, Nasreen; DUNHAM, David; GOVIND, C. K. Social monogamy in the big-clawed snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis*. **Ethology**, v. 109, p. 457–473, jun. 2003.

RASBAND, Wayne. ImageJ: Image Processing and Analysis in Java. **Astrophysics Source Code Library**, 1, 2012.

RODRIGUES, Fabíolla Maria; LOMÔNACO, Cecília; CHRISTOFFERSEN, Martin. Habitat partition, and variations in size and symmetry of three sympatric species of *Alpheus* (Decapoda: Caridea) along an intertidal gradient in the southwestern Atlantic. **Journal of Crustacean Biology**, v. 29, p. 334–342, jun. 2009.

SALGADO-BARRAGÁN, José; AYÓN-PARENTE, Manuel; ZAMORA-TAVARES, Pilar. New records and description of two new species of carideans shrimps from Bahía Santa María-La Reforma lagoon, Gulf of California, Mexico (Crustacea, Caridea, Alpheidae and Processidae). **ZooKeys**, n. 671, p. 131–153, abr. 2017.

SANTOS, Patricia; SOLEDADE, Guidomar; ALMEIDA, Alexandre. Decapod crustaceans on dead coral from reef areas on the coast of Bahia, Brazil. **Nauplius**, v.2, n. 20, p. 145–169, nov. 2012.

SANTOS, Maria do Carmo; COELHO, Petrônio. Crustacea Decapoda of the Paripe River Estuary, Pernambuco, Brazil. **Hidrobiologia**, v. 449, p. 77–79, 2001.

SOLEDADE, Guidomar; ALMEIDA, Alexandre. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. **Nauplius**, v. 21, p. 89–122, 2013.

SOLEDADE, Guidomar; SANTOS, Patricia; PESPINELLI, Régis; COSTA, Rogério; ALMEIDA, Alexandre. Embryo Production of Two Sympatric Snapping Shrimps of the Genus *Alpheus* (Caridea: Alpheidae) from Northeastern Brazil: a Comparative Approach. **Thalassas**, v. 32, n. 1, out. 2017.

SOLEDADE, Guidomar; SANTOS, Patricia; ARAÚJO, Marina; MATELATTO, Fernando; ALMEIDA, Alexandre. Heterossexual pairing in three *Alpheus* (Crustacea: Alpheidae) snapping from northeastern Brazil. **Vie et Milieu**, n. 68, p. 1–9, 2018.

WEHRTMANN, Ingo. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmitti* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). **Revista de Biología Tropical**, v. 38, p. 327–329, jan. 1990.

WEHRTMANN, Ingo; ALBORNOZ, Luis. Evidence of different reproductive traits in the transisthmian sister species, *Alpheus saxidomus* and *A. simus* (Decapoda, Caridea, Alpheidae): description of the first postembryonic stage. **Marine Biology**, n. 140, p. 605–612, mar. 2002.

VERSLUIS, Michel; SCHMITZ, Barbara; HEYDT, Anna; LOHSE, Detlef. How Snapping Shrimp Snap: Through Cavitating Bubbles. **Science**, v. 289, n. 2114, out. 2000.

YANAGISAWA, Yasunibu. Studies on the interspecific relationship between gobiid fish and snapping shrimp. II. Life history and pair formation of snapping shrimp *Alpheus bellulus*. **Publications of Seto Marine Biology Laboratory**, v. 2, p. 69–84, 1984.

YEO, Darren; NG, Peter. new species of freshwater snapping shrimp *Alpheus cyanoteles* (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from Peninsular Malaysia and a redescription of *Alpheus paludicola* Kemp, 1915. **Raffles Bulletin of Zoology**, v. 44, p. 37–63, 1996.

