



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

RENATA FERNANDA LIMA DA SILVA

**BIOLOGIA POPULACIONAL DO CAMARÃO *ATHANAS DIMORPHUS*
ORTMANN, 1894 (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE) DA COSTA DE
PERNAMBUCO**

Recife
2019

RENATA FERNANDA LIMA DA SILVA

**BIOLOGIA POPULACIONAL DO CAMARÃO *ATHANAS DIMORPHUS*
ORTMANN, 1894 (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE) DA COSTA DE
PERNAMBUCO**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação em Biologia Animal Universidade Federal de Pernambuco, como cumprimento dos requisitos obrigatórios para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Animal

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida

Recife

2019

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso (CRB4/1728)

Silva, Renata Fernanda Lima da

Biologia populacional do camarão *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) da costa de Pernambuco / Renata Fernanda Lima da Silva- 2019.

78 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Alexandre Oliveira de Almeida

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

Inclui referências

1. Camarão 2. Estrutura da população 3. Fecundidade I. Oliveira, Alexandre Oliveira de (orient.) II. Título

595.388

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-181

RENATA FERNANDA LIMA DA SILVA

**BIOLOGIA POPULACIONAL DO CAMARÃO *ATHANAS DIMORPHUS*
ORTMANN, 1894 (CRUSTACEA: DECAPODA: ALPHEIDAE) DA COSTA DE
PERNAMBUCO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Aprovada em: 20/03/2019

BANCA EXAMINADORA

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

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

Dr. Gabriel Lucas Bochini (Examinador Externo)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof^a Dr^a. Mariana Terossi Rodrigues Mariano (Examinadora Externa)
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Aos meus mestres da vida, meus pais Fátima e Aniceto, por todo amor e esforços concedidos para que eu chegasse até aqui. A vocês sempre todo o meu amor,

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por todas as coisas e por sua imensa bondade. Por me conceder o dom da vida, saúde para me manter de pé, fé e espiritualidade para me manter firme no que acredito e coragem para enfrentar a vida e suas realidades.

Aos meus pais, **Fátima** e **Aniceto**: as primeiras pessoas que acreditaram em mim, que não mediram esforços em me garantir uma educação de qualidade, me incentivando nos estudos e no caminho no bem. Meu amor e gratidão a vocês são sem dimensão.

A toda minha família: **irmãos, primos, tios, sobrinhas, cunhadas...** Por acreditarem e vibrarem com minhas conquistas. A todos os momentos de convivência, conversas, lazer e comunhão que fizeram que eu crescesse como ser humano e muitas vezes aliviaram minha cabeça nos momentos de preocupação ou tristeza. Amo vocês!

Meu muito obrigada vai ao professor **Alexandre**, um verdadeiro amigo e orientador. Desde minha iniciação científica o senhor junto comigo. Gratidão pela confiança em mim depositada em desenvolver mais esse trabalho, por todo apoio, direcionamento e principalmente por sua amizade (que não tem preço!). Digo e repito que a vida não poderia ter me presenteado com orientador melhor. O senhor é luz!

Agradeço imensamente a um ser em especial. Inicialmente era somente meu companheiro de laboratório, depois nos tornamos amigos, até o momento em que um sentimento mais forte nos foi apresentado. Ao meu amor, **Guidomar**, sou muito grata por tudo que você tem me proporcionado neste período. Você está comigo desde o final de minha graduação e foi uma das pessoas que mais me deu força pra encarar uma pós-graduação. Quando fui aprovada na seleção do mestrado você foi quem mais vibrou com minha conquista e esteve comigo em diversas situações, sendo meu porto seguro principalmente nos meus momentos de instabilidade emocional. Esta realização também é sua. Amo você!

Agradeço aos meus companheiros do Laboratório de Biologia de Crustáceos (UFPE), meus queridos “Los Pistoleiros”: **Ana Carla, Andressa, Guido, Pati, Rodrigo, Woody** (Gabriel), **Mário, Fernanda** e **Pedro** pelo apoio desde o início. Vocês também foram peças fundamentais para a concretização deste trabalho desde o auxílio nas coletas, conversas, auxílios aos momentos de descontração. Aproveito ainda aqui pra agradecer com mais atenção à **Ana Carla** e **Guido**, pessoas e pesquisadores incríveis que se dispuseram a contribuir com seus conhecimentos em partes desse trabalho, me auxiliando em algumas análises e na interpretação de alguns dados. Será uma honra ter vocês como coautores dos futuros frutos desse trabalho.

Igualmente agradeço aos queridos do Laboratório de Carcinologia do departamento de Oceanografia (UFPE): **Flávio, Juliana, Débora, Catarina, Fabíola, Ricardo, Elkêita, Elinai e Aurinete**. Obrigada a todos pelo carinho e ótimos momentos de convivência.

Agradeço aos poucos amigos feitos durante a pós-graduação, uma vez que a nossa rotina não permite tanta convivência, mas que ainda não impossibilitou que despertassem meu afeto, minhas contemporâneas de curso: **Alê** (Alexsandra), nos conhecemos no dia de nossa seleção e desde esse dia “nosso santo bateu” rs. Você tem se mostrado uma amiga e uma pessoa que quero levar por muito tempo na minha vida. Obrigada pelos abraços, risadas e palavras de conforto. E também **Laís Vieira**, que nos conhecemos a um tempo razoável, mas o mestrado permitiu que nos conhecêssemos melhor a ponto de uma querer muito bem à outra. Que dê tudo mais do que certo na sua trajetória também, você merece!

Agradeço também à professora **Luciana Iannuzzi**, uma pessoa que tenho muito carinho (desde minha graduação), que num dia que eu estava triste e desmotivada mudou meu dia com um simples (mas muito sincero e caloroso) abraço, seguido de um sorriso e me oferecendo ajuda se por ventura eu encontrasse alguma dificuldade nas etapas do trabalho. A senhora é um exemplo de humana e profissional.

Desde já agradeço aos doutores **Paula Braga Gomes, Gabriel Lucas Bochini e Mariana Terossi Rodrigues Mariano** pela participação como membros avaliadores dessa dissertação. Agradeço ao CNPq – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela concessão da bolsa ao longo desses 2 anos.

RESUMO

Originária dos oceanos Índico e Pacífico oeste, *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 foi recentemente registrada para o Atlântico ocidental. O presente trabalho analisou a biologia populacional e reprodutiva da espécie em Pernambuco. Amostragens foram realizadas mensalmente entre abril de 2017 e março de 2018 na região entremarés da Praia do Paraíso. Os espécimes foram identificados em relação ao sexo. Durante o período foi obtido um total de 1.917 indivíduos: 1097 fêmeas, 775 machos e 45 juvenis. A razão sexual diferiu de 1:1 ($p < 0,0001$). Os indivíduos foram distribuídos em classes de tamanho e juvenis estiveram presentes na maioria dos meses. A partir da análise morfológica dos quelípodos foram reconhecidos dois morfotipos de machos: machos heteroquelados e homoquelados. Os indivíduos foram mensurados quanto ao: comprimento da carapaça (CC), comprimento, largura e altura dos quelípodos maior/menor nos machos heteroquelados (CPQM/CPQm, LPQM/LPQm, APQM/APQm) ou direito/esquerdo nos machos homoquelados e fêmeas (CPQD/CPQE, LPQD/LPQE, APQD/APQE), comprimento da segunda pleura abdominal (CPleu), largura do segundo esternito abdominal (LEst) e comprimento do *appendix masculina* (CAM). As relações que melhor demonstraram mudanças na taxa de crescimento durante as fases ontogenéticas foram CC vs. CPleu nas fêmeas, CC vs. CPQM nos machos heteroquelados e CC vs. CPQE nos machos homoquelados. A maturidade sexual baseada no CC50 indicou que fêmeas amadurecem antes dos machos heteroquelados, mas tardiamente quanto aos machos homoquelados. Foram observadas 554 fêmeas ovígeras, destas, 362 portando embriões viáveis (324 com embriões em estágio inicial, cinco em estágio intermediário e 33 em estágio final de desenvolvimento). Estas fêmeas foram encontradas em todos os meses de amostragem, caracterizando o período reprodutivo como contínuo. A fecundidade média em estágio I foi $63,2 \pm 39,1$, com volume médio de $0,063 \pm 0,01$. A fecundidade e volume dos embriões variaram significativamente entre os estágios. A fecundidade e o tamanho das fêmeas foram positivamente correlacionados. Este estudo gera os primeiros dados biológicos acerca desse pouco conhecido camarão exótico na costa brasileira.

Palavras-chave: Caridea. Estrutura da população. Fecundidade.

ABSTRACT

Originally from the Indian and West-Pacific oceans, *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 was newly recorded to Occidental Atlantic ocean. The present work analyzed the population and reproductive biology of the species at Pernambuco. Samplings were realized monthly between April 2017 and March 2018 at intertidal region Paraíso Beach. The specimens were identified according sex. During the period was obtained a total of 1917 individuals: 1097 females, 775 males and 45 juveniles. The sex ratio differed 1:1 ($p < 0.0001$). The individuals were distributed in size classes and recruits have been present in most months. From the morphological analyzes of the chelipeds were recognized two males morphotypes: heterochelated and homochelated males. The individuals were measured in relation to carapace length (CC), length, width and height heterochelated males's bigger/smaller chelipeds (CPQM/CPQm, LPQM/LPQm, APQM/APQm) or homochelated males and females's chelipeds right/left (CPQD/CPQE, LPQD/LPQE, APQD/APQE), second abdominal pleura length (CPleu), second abdominal sternite width (LEst) and male *appendix* length (CAM). The relationships that best evidenced changes in growth rates during ontogenetic stage were CC vs. CPleu in the females, CC vs. CPQM in the heterochelated males and CC vs. CPQE in the homochelated males. The sexual maturity based on CC50 indicated that females mature before heterochelated males, but later on homochelated males. Were observed 554 ovigerous females, of which, 362 carrying viable embryos (324 with embryos in early stage, five in intermediate stage and 33 in the final stage of development). These females were founded in every sampling months, characterizing the reproductive period as continuous. The average fecundity in I stage was $63,2 \pm 39,1$, with average volume $0,063 \pm 0,01$. The embryos' fecundity and volume varied significantly between stages. The fecundity and size females were positively correlated. Ultimately, this study generates the initial biological data about of this little known exotic shrimp at Brazilian coast.

Keywords: Caridea. Population structure. Fecundity.

LISTA DE FIGURAS

Introdução

- Figura 1— *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Vista lateral de um macho com o primeiro par de quelípodos dobrado e acomodado na escavação do mero (Comprimento de carapaça = 4,5 mm; Comprimento total = 12,9 mm) 17
- Figura 2— Área de estudo de *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. A) Localização da Praia do Paraíso na área adjacente ao complexo portuário de Suape, Cabo de Santo Agostinho, PE. B) Vista da região entremareal onde foram obtidos os indivíduos 18

Artigo 1

- Figura 1— *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. A) Primeiro par de quelípodos de macho do morfotipo heteroquelado: quelípodo maior acima e menor abaixo. B) Primeiro par de quelípodos de macho do morfotipo homoquelado: quelípodo direito acima e esquerdo abaixo. Barras de escala = 1 mm. 23
- Figura 2— *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Dimensões morfométricas. A) Comprimento da carapaça (CC); B) largura do segundo esternito abdominal (LEst); C) comprimento e altura do própodo do quelípodo (CPQ e APQ); D) largura do própodo do quelípodo (LPQ); E) comprimento do *appendix* masculina (CAM). Barras de escala: A-D = 1 mm; E = 0,25 mm 25
- Figura 3— *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Frequência de distribuição por classe de tamanho (CC) do número total de indivíduos (juvenis, fêmeas e machos adultos) 27
- Figura 4— *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Abundância mensal por classes de tamanho 28

Figura 5–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Porcentagem de machos por classe de tamanho (os círculos sólidos representam as classes em que a porcentagem de machos foi maior que a de fêmeas)	30
Figura 6–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento, largura e altura dos quelípodos direito (A, C, E) e esquerdo (B, D, F) de fêmeas	34
Figura 7–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento, largura e altura dos quelípodos maior (A, C, E) e menor (B, D, F) de machos heteroquelados	35
Figura 8–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento, largura e altura dos quelípodos direito (A, C, E) e esquerdo (B, D, F) de machos homoquelados ..	36
Figura 9–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento da segunda pleura abdominal de fêmeas (A), machos heteroquelados (B) e homoquelados (C)	36
Figura 10–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e largura do segundo esternito abdominal de fêmeas (A), machos heteroquelados (B) e homoquelados	37
Figura 11–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento do <i>appendix masculina</i> de machos heteroquelados (A) e homoquelados (B)	37
Figura 12–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Tamanho da maturidade sexual morfológica de fêmeas, machos heteroquelados e machos homoquelados estimado com base no CC ajustado à equação logística	39

Artigo 2

Figura 1–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Embriões nos estágios I, II e III de desenvolvimento e embrião anormal de fêmeas ovígeras obtidas entre abril de 2017 e março de 2018 na Praia do Paraíso, Pernambuco, Brasil. Barra de escala = 0,5 mm	54
Figura 2–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Porcentagem de fêmeas carregando embriões nos três estágios de desenvolvimento coletadas entre abril de 2017 e março de 2018. Número acima das colunas representa o total de fêmeas ovígeras obtidas no respectivo mês	55
Figura 3–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Correlação entre o comprimento da carapaça (mm) e a fecundidade de fêmeas portando embriões em estágio I de desenvolvimento coletadas entre abril de 2017 e março de 2018 na Praia do Paraíso, Pernambuco, Brasil	56

LISTA DE TABELAS

Artigo 1

Tabela 1–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Estatística descritiva das dimensões mínimas e máximas e médias das variáveis biométricas de juvenis, fêmeas e machos (homoquelados e heteroquelados)	29
Tabela 2–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Número total de machos e fêmeas e a razão sexual. *p < 0.05 = diferença significativa entre os sexos	29
Tabela 3–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Análise dos dados morfométricos logaritmizados, sendo o comprimento da carapaça (CC) a variável independente. *P = não significativo	32
Tabela 4–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Resultados da análise de covariância (ANCOVA)	38

Artigo 2

Tabela 1–	<i>Athanas dimorphus</i> Ortmann, 1894. Fecundidade média, volume médio dos embriões (mm ³) e percentual de incremento total entre os três estágios de desenvolvimento embrionário obtido entre abril de 2017 e março de 2018 na Praia do Paraíso, Pernambuco ..	56
-----------	--	----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
1.1	OBJETIVOS	17
1.1.1	Objetivo Geral	17
1.1.2	Objetivos Específicos	17
1.2	CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	17
1.3	ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO	18
2	RESULTADOS	20
2.1	ARTIGO 1 - DINÂMICA POPULACIONAL, CRESCIMENTO RELATIVO E MATURIDADE SEXUAL DO CAMARÃO EXÓTICO <i>ATHANAS DIMORPHUS</i> (CARIDEA: ALPHEIDAE) DO NORDESTE DO BRASIL	20
2.2	ARTIGO 2 - PRODUÇÃO DE EMBRIÕES DO CAMARÃO EXÓTICO <i>ATHANAS DIMORPHUS</i> (CARIDEA: ALPHEIDAE) DA COSTA DE PERNAMBUCO, NORDESTE DO BRASIL	51
3	CONCLUSÃO	65
	REFERÊNCIAS	66

1 INTRODUÇÃO

Conceitua-se população sendo um conjunto de indivíduos da mesma espécie que ocupam uma determinada área, apresentando integridade organizacional, uma vez que os indivíduos podem trocar informação genética garantindo sua continuidade através do tempo (RICKLEFS, 2010). Uma população apresenta atributos exclusivos, tais como densidade, recrutamento, taxa de natalidade, potencial biótico, taxa de crescimento que quando agrupados regem a dinâmica de uma população natural (ODUM, 1988). Em crustáceos decápodos alguns dos atributos frequentemente estudados em biologia populacional são variações temporais da estrutura populacional, razão sexual, recrutamento juvenil e frequência reprodutiva (BEDÊ et al., 2008; JONES; SIMONS, 1983; SANTOS; NEGREIROS-FRANZOZO; FRANZOZO, 1995). Aspectos da biologia populacional vêm sendo abordados em diversos grupos de crustáceos decápodos, como lagostas (TUCK; CHAPMAN; ATKINSON, 1997), caranguejos (AZEVEDO; SILVA; CASTIGLIONI, 2017; CASTIGLIONI; NEGREIROS-FRANZOZO; MORTARI, 2006; LITULO, 2005) e camarões (COSTA-SOUZA et al., 2017; FREIRE; MARQUES; SILVA, 2012; MARTÍNEZ-MAYÉN; ROMERO-RODRÍGUEZ, 2018; MOSSOLIN; SHIMIZU; BUENO, 2006; PESGINELLI et al., 2016). Caracterizar populações naturais é uma importante condição para compreender sua estabilidade ecológica (BEDÊ et al., 2008), sendo igualmente aplicável a populações ocorrentes de forma não natural em um ecossistema. O entendimento da biologia de populações não naturais permite compreender processos básicos envolvidos na introdução, tais como quão estabelecida a espécie está, seu nível de adaptação sob as novas condições bióticas e abióticas e como é sua interação com as espécies nativas (SAKAI et al., 2001).

Organismos que são introduzidos em um ambiente em que não ocorrem naturalmente são denominados exóticos (BARBIERI; COA; REZENDE, 2016). A introdução de espécies exóticas pode ser de forma acidental ou intencional, quase sempre estando vinculada a atividades de interesse socioeconômico: transporte marítimo e fluvial de mercadorias, construção de canais de navegação, utilização de água como lastro na estabilidade de navios, bioincrustação em estruturas navais e em rejeitos sólidos flutuantes de origem antropogênica, aquariofilia e transporte de plantas ornamentais (TAVARES; MENDONÇA JR., 2004). Regiões portuárias constituem uma das áreas mais suscetíveis a serem acometidas por invasões biológicas devido à alta exposição a vetores de transporte (CARLTON, 1979; NIIMI 2004; WASSON et al., 2001) e às alterações desses ambientes por atividade humana (MARCHAND et al., 2002), por exemplo abertura nos recifes para intrusão de massas d'água.

De acordo com o Ministério do Meio Ambiente, o transporte marítimo movimenta mais de 80% das mercadorias do mundo, transferindo internacionalmente entre 3 e 5 bilhões de toneladas de água de lastro a cada ano. Ademais, a transferência de organismos através de navios é um importante mecanismo de invasões biológicas em ecossistemas costeiros (CARNEY et al., 2017).

A introdução de espécies exóticas num ambiente é apontada como um dos principais motivos de modificação dos ecossistemas, podendo gerar sérias consequências e impactos como competição com espécies nativas, substituição de espécies e alterações nas teias tróficas (BARBIERI; MENDONÇA; PAES, 2007; DELAVARIA; AGOSTINHO, 1999; MACK et al., 2000). Informações envolvendo genética e evolução podem auxiliar a prever a suscetibilidade dos ecossistemas, propondo até melhores métodos de remoção dessas espécies (SAKAI et al., 2001). Os crustáceos são apontados como um dos grupos que mais obtêm sucesso nas introduções em ambientes aquáticos (ASHTON et al., 2007) com destaque para os decápodos (CAMPOS; TURKAY, 1989). A biologia de crustáceos exóticos vem sendo estudada primordialmente quanto a aspectos reprodutivos como fecundidade, recrutamento e tamanho da maturidade sexual (DEVIN et al., 2004; MANTELATTO; GARCIA, 2001; POCKL, 2007). Estes fatores são os mais relacionados com as altas densidades apresentadas por espécies deste grupo em áreas invadidas (GALIL; LEWINSOHN, 1981; MANTELATTO; GARCIA, 2001).

Crustáceos decápodos exóticos têm sido bem sucedidos no Atlântico Ocidental (ASHELBY; DE GRAVE; JOHNSON, 2013; BEZERRA; ALMEIDA, 2005; MANTELATTO; GARCIA, 2001; RODRÍGUEZ; SUÁREZ, 2001). Algumas espécies incluindo caranguejos braquiúros e camarões carídeos e peneídeos vem sendo relatados tanto em eventos de introduções intencionais como acidentais. Entre as introduções intencionais dois principais exemplos são os camarões *Macrobrachium rosenbergii* De Man, 1879 (Palaemonidae) e o *Litopenaeus vannamei* Boone, 1931 (Penaeidae), ambos introduzidos para fins comerciais. Ao passo que dentre as introduções acidentais o caso mais bem documentado é o siri do Indo-Pacífico *Charybdis hellerii* A. Milne Edwards, 1867 (Portunidae). Entre os camarões alfeídeos os únicos registros de introduções na costa brasileiras são do gênero *Athanas* Leach, 1814 (Caridea: Alpheidae).

O ecologicamente diverso gênero *Athanas* Leach, 1814 inclui atualmente 34 espécies de camarões com a maioria habitando águas marinhas rasas (entre 0 e 30 m) em fundos arenosos, lamosos, coralíneos e rochosos com poucos representantes habitando substratos lamosos estuarinos (ANKER, 2003; ANKER; MARIN, 2007; KEMP, 1915). O clado era

biogeograficamente ausente na porção americana do oceano Atlântico (PACHELLE; MENDES; ANKER, 2011), quando em 2007 houve o primeiro registro de *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 e *Athanas nitescens* Leach, 1813 para o litoral brasileiro com publicação a posteriori (ver ALMEIDA et al., 2012). Desde então, mais três registros de *Athanas dimorphus* foram realizados para a porção americana do Atlântico. Em duas localidades do Brasil: no Ceará (PACHELLE; MENDES; ANKER, 2011) e Pernambuco (ALMEIDA et al., 2015) e no Caribe (LIRA; VERA-CARIPE, 2016). É importante salientar que todos estes registros se deram em regiões portuárias com intenso tráfego marítimo ou próximas a terminais petrolíferos, sugerindo que a água de lastro ou fissuras nos navios sejam os principais veículos de introdução da espécie nestas localidades (PACHELLE; MENDES; ANKER, 2011).

Athanas dimorphus é um camarão marinho (Figura 1) de pequeno tamanho (geralmente não ultrapassando 10 mm de comprimento total), habitante de áreas tropicais e subtropicais, sobretudo planícies recifais rasas (entre 0 e 2 m), em meio ou sob rochas e em associação a outros organismos como esponjas, equinodermos, poliquetos e outros crustáceos (ANKER; JENG; CHAN, 2001; ANKER, 2003; ANKER; JENG, 2007; CHACE, 1988). Distribui-se no leste do oceano Atlântico e Pacífico indo-oeste (do sul do mar Vermelho a África do Sul), oceano Índico ao Japão, Austrália e Polinésia Francesa (ANKER; AHYONG, 2007; ANKER; JENG, 2007). *Athanas dimorphus* pertence a um gênero ocorrente de forma não natural no Brasil e no Atlântico e está se estabelecendo bem no nordeste brasileiro, visto a presença de fêmeas ovígeras e indivíduos jovens e adultos (PACHELLE; MENDES; ANKER, 2011). Apesar disso os únicos estudos referentes à espécie no Brasil restringem-se a registros de ocorrência e aspectos taxonômicos (ver ALMEIDA et al., 2012; 2015; PACHELLE; MENDES; ANKER, 2011) sendo ausentes dados referentes aos aspectos populacionais e reprodutivos.

Figura 1. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Vista lateral de um macho com o primeiro par de quelípodos dobrado e acomodado na escavação do mero (Comprimento de carapaça = 4,5 mm; Comprimento total = 12,9 mm).



Foto: Arthur Anker, 2011.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo Geral

Analisar a biologia populacional de *Athanas dimorphus* na Praia do Paraíso, Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco.

1.1.2 Objetivos Específicos

- a) Analisar a estrutura populacional;
- b) Calcular o crescimento alométrico de machos e fêmeas;
- c) Calcular o tamanho da maturidade sexual morfológica em fêmeas;
- d) Analisar o recrutamento da espécie;
- e) Determinar a razão sexual;
- f) Identificar o período reprodutivo da espécie;
- g) Estimar a fecundidade e verificar se existe correlação entre o tamanho das fêmeas e o número de embriões produzidos.

1.2 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi desenvolvido na Praia do Paraíso, município do Cabo de Santo Agostinho a 40 km da capital, Recife. A região apresenta o clima quente e úmido pseudotropical, do tipo

As' de acordo com a classificação de Koppen, caracterizado por dois regimes pluviométricos: uma estação chuvosa e uma seca. A área tem precipitação média anual de 2.272 mm, temperatura do ar 25,6 °C e 90% de umidade relativa (ARAGÃO, 2000; TORRES; MACHADO, 2011). Juntamente com as praias do Paiva, Itapuama, Pedra do Xaréu, Enseada dos Corais, Gaibu, Calhetas e Suape, a Praia do Paraíso compõe o cenário de praias do município do Cabo de Santo Agostinho (PREFEITURA DO CABO DE SANTO AGOSTINHO, 2013).

Com cerca de 30 m de extensão (a menor da região), a Praia do Paraíso situa-se nas coordenadas (08°21'29.9"S 34°57'00.9"O), estando localizada em um remanescente de Mata Atlântica adjacente ao complexo portuário de Suape e caracterizando-se por apresentar perfil praiado refletivo de águas tranquilas e pouco profundas, guarnecida por afloramentos graníticos e maciços rochosos (NASCIMENTO; SOUZA, 2005) (Figura 2).

Figura 2. Área de estudo de *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. A) Localização da Praia do Paraíso na área adjacente ao complexo portuário de Suape, Cabo de Santo Agostinho, PE. B) Vista da região entremareal onde foram obtidos os indivíduos.



Fonte: Figura A gerada através do Google Earth (2018). Figura B: A autora.

1.3 ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação está estruturada em introdução geral a qual segue as normas da Associação Brasileira de Normas Técnicas (ABNT) e em dois capítulos no formato de artigo científico, o primeiro a tratar da dinâmica populacional, aspectos do crescimento relativo e

maturidade sexual, enquanto o segundo, da produção de embriões. Os manuscritos estão formatados segundo as normas da Revista Journal of Crustacean Biology (Para maiores informações sobre normas de formatação da revista, consultar link: https://academic.oup.com/jcb/pages/Author_Guidelines).

2 RESULTADOS

2.1 ARTIGO 1 - DINÂMICA POPULACIONAL, CRESCIMENTO RELATIVO E MATURIDADE SEXUAL DO CAMARÃO EXÓTICO *ATHANAS DIMORPHUS* (CARIDEA:ALPHEIDAE) DO NORDESTE DO BRASIL

RESUMO

A biologia populacional do camarão exótico *Athanas dimorphus* foi estudada pela primeira vez na costa brasileira. Aspectos como razão sexual, recrutamento, período reprodutivo, crescimento relativo e maturidade sexual foram investigados. Os espécimes foram coletados mensalmente de Abril de 2017 a Março de 2018 na região entremarés da Praia do Paraíso, Pernambuco, Brasil. Um total de 1917 camarões foi obtido: 1097 fêmeas (554 ovígeras e 543 não ovígeras), 775 machos e 45 juvenis. Os indivíduos foram distribuídos em classes de tamanho e juvenis estiveram presentes na maioria dos meses. A razão sexual diferiu da proporção esperada ($P < 0,0001$), com o predomínio de fêmeas na população. O período reprodutivo foi caracterizado como contínuo. A partir da análise morfológica dos quelípodos foram identificados dois morfotipos de machos: machos heteroquelados e homoquelados. As análises do crescimento relativo demonstraram que machos *vs.* fêmeas e juvenis *vs.* adultos apresentam estratégias diferentes para alocação de energia. O comprimento de carapaça estimada para o início da maturidade sexual com base no CC50 foi 2,17 mm em fêmeas, 2,13 mm em machos homoquelados e 2,48 mm em machos heteroquelados. A grande abundância de adultos (especialmente fêmeas ovígeras) e juvenis em quase todo o período estudado comprova que *A. dimorphus* encontra-se bem adaptada à localidade estudada e que estudos futuros com relação a diversos outros parâmetros ecológicos devem ser realizados, além da averiguação de possíveis impactos da espécie à fauna nativa.

Palavras-chave: alometria, Atlântico oeste, alfeídeo, espécie exótica.

INTRODUÇÃO

Espécies exóticas são organismos introduzidos de maneira intencional ou não em áreas fora de sua abrangência natural (Barbieri *et al.*, 2016). Estas introduções são rotineiramente relacionadas a atividades socioeconômicas tais como transporte marítimo e fluvial de mercadorias, construção de canais de navegação, água como lastro na estabilidade de navios,

bioincrustação em estruturas navais e em rejeitos sólidos flutuantes de origem antropogênica, aquariofilia e transporte de plantas ornamentais (Tavares; Mendonça JR., 2004). Espécies exóticas consistem em um problema global por estarem relacionadas a impactos e consequências negativas à biodiversidade (ver Sakai *et al.*, 2001).

Na costa brasileira há casos prévios de introduções envolvendo organismos marinhos, dentre estes alguns crustáceos decápodos (e.g. Bezerra & Almeida, 2005; Tavares & Rossener, 2019). O gênero *Athanas* Leach, 1814 é composto por 34 espécies de camarões atualmente conhecidas (Anker *et al.*, 2010) amplamente distribuídas no oeste do oceano Indo-Pacífico e Atlântico oriental incluindo o Mar Mediterrâneo (Banner & Banner, 1960, 1973; Chace, 1988; Anker *et al.*, 2001; Anker, 2003). Comumente habitando águas rasas (entre 0 e 3 m) em meio a areia, lama, cascalhos e recifes coralíneos (Morton, 1988; Anker *et al.*, 2001; Anker & Ahyong, 2007), apresenta poucas espécies habitando lagoas e manguezais (Kemp, 1915; Anker, 2003) e em profundidades menores que 300 m (Banner & Banner, 1978;1983). Estudos têm mostrado que dentre os camarões alfeídeos, *Athanas* Leach 1814 até então é o único gênero com registros de introdução no Atlântico ocidental (Pachelle *et al.*, 2011).

Os primeiros registros da introdução de *Athanas* no Atlântico ocidental são para o Brasil e correspondem a espécimes de *Athanas nitescens* Leach, 1813 e *Athanas dimorphus* Ortman, 1894 no litoral de São Paulo (Almeida *et al.*, 2012) e desta última também no Ceará (Pachelle *et al.*, 2011) e em Pernambuco (Almeida *et al.*, 2015 Além destes, há outro registro de *A. dimorphus*, desta vez para a Venezuela (Lira & Vera-Caripe, 2016).

Athanas dimorphus é um camarão marinho de pequeno porte e não escavador que habita planícies rasas e cavidades de rochas, corais, esponjas (Banner & Banner, 1973; Chace, 1988; Anker *et al.*, 2001; Anker, 2003; Anker & Jeng, 2007). Informações sobre o modo de vida da espécie são escassas ou ausentes (Pachelle *et al.*, 2011). Segundo o mesmo autor, *A. dimorphus* aparenta ocupar o mesmo nicho ecológico de gêneros nativos como *Automate* De Man, 1888 e *Synalpheus* Spence Bate, 1888 e encontra-se bem estabelecida na região estudada no Ceará, visto a presença de juvenis e fêmeas ovígeras. Em Pernambuco, fêmeas ovígeras também foram observadas na única localidade registrada, sugerindo que a espécie pode estar estabelecendo populações, além de vir a ser um invasor em potencial.

Tendo em vista toda a problemática ambiental e econômica que envolve organismos exóticos torna-se necessário compreender a dinâmica populacional destas espécies. Neste sentido, aspectos como crescimento relativo, tamanho de atíngio da maturidade e razão sexual trazem informações importantes para o processo de monitoramento destes organismos. No entanto, apesar de se tratar de uma espécie exótica inexitem abordagens sobre a biologia

populacional de *A. dimorphus* para a costa brasileira. Sendo assim, o objetivo deste estudo foi analisar a dinâmica populacional da espécie exótica *A. dimorphus* no Nordeste do Brasil.

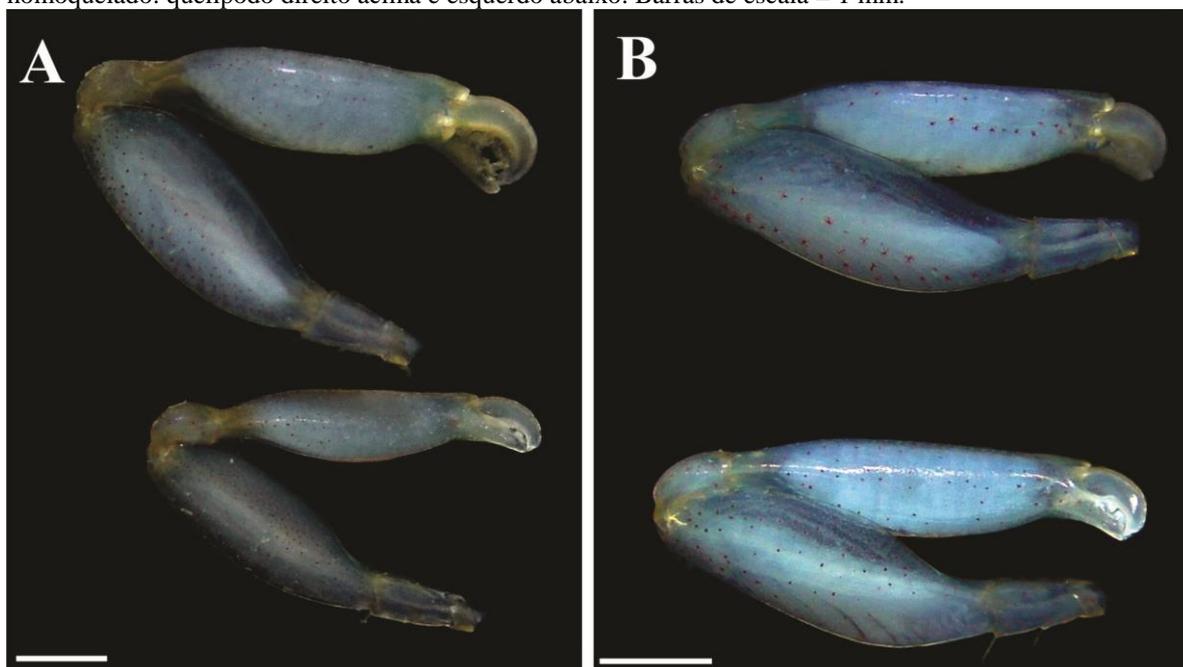
MATERIAL E MÉTODOS

Espécimes de *A. dimorphus* foram coletados mensalmente de abril de 2017 a março de 2018 na Praia do Paraíso, município do Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco durante a maré baixa em período de sizígia. O esforço de amostragem foi padronizado com quatro coletores durante duas horas ou até atingir um número de 150 indivíduos por mês. Este n amostral foi determinado por satisfazer uma totalidade de espécimes suficiente para a realização das análises, sem gerar grandes impactos na densidade populacional a cada mês de amostragem. Rochas dispersas, escolhidas aleatoriamente na porção emersa do entremarés e no fundo de poças de marés (cerca de 0,5 m de profundidade) eram levantadas e lavadas em bandeja de plástico. Os indivíduos ali retidos eram postos em tubos contendo água do ambiente com uso de pinça ou pipeta de Pasteur. Os mesmos eram acondicionados em caixa térmica contendo gelo para serem levados ao laboratório. Os espécimes foram mantidos congelados até a análise. Quando descongelados à temperatura ambiente, os mesmos tiveram o sexo verificado mediante observação do primeiro par de pereiópodos, sexualmente dimórficos: assimétricos ou subsimétricos com o mero fortemente inflado e escavado na porção flexora nos machos e simétricos e com o mero não inflado nas fêmeas (Pachelle *et al.*, 2011) e também de acordo com a presença (nos machos) ou ausência (nas fêmeas) de *appendix masculina* nos endópodos do segundo par de pleópodos (Bauer, 2004) ou de embriões incubados no abdôme, no caso das fêmeas ovíferas. O menor indivíduo em que foi possível determinar o sexo foi um macho com 1,24 mm de comprimento de carapaça. Indivíduos menores que este valor de comprimento de carapaça foram considerados juvenis indiferenciados, devido a ausência do *appendix masculina*. Os indivíduos foram medidos quanto ao comprimento da carapaça (CC) (da órbita ocular à margem posterior da carapaça), comprimento, largura e altura do própodo dos quelípodos (CPQ, LPQ e APQ, respectivamente) e estruturas abdominais: comprimento da segunda pleura (CPleu) e largura do segundo esternito (LEst) mediante uso do programa ImageJ 1.45 s (Rasband, 2006) após terem sido fotografados em estereomicroscópio com sistema de captura de imagem. Ao final das análises os espécimes foram conservados em álcool 70%.

Estrutura populacional

Os espécimes foram separados em machos, fêmeas ovíferas, fêmeas não ovíferas e juvenis. Observações preliminares demonstraram que os machos apresentam uma marcante variação no tamanho do primeiro par de pereiópodos, sugerindo a ocorrência de dois morfotipos de machos na população: machos heteroquelados (com quelípodos assimétricos: um maior com o dátilo distalmente curvado e outro menor) e machos homoquelados (com os quelípodos simétricos ou subsimétricos) (Figura 1).

Figura 1. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. A) Primeiro par de quelípodos de macho do morfotipo heteroquelado: quelípodo maior acima e menor abaixo. B) Primeiro par de quelípodos de macho do morfotipo homoquelado: quelípodo direito acima e esquerdo abaixo. Barras de escala = 1 mm.



Para a caracterização da estrutura populacional os indivíduos foram agrupados em classes de tamanho de comprimento de carapaça em intervalos de 0,2 mm em cada um dos meses amostrados com uso de histogramas de distribuição de frequência de tamanho. A avaliação do período reprodutivo foi baseada na frequência de fêmeas ovíferas ao longo dos meses. Já o recrutamento foi analisado pela frequência da classe de juvenis ao longo da amostragem.

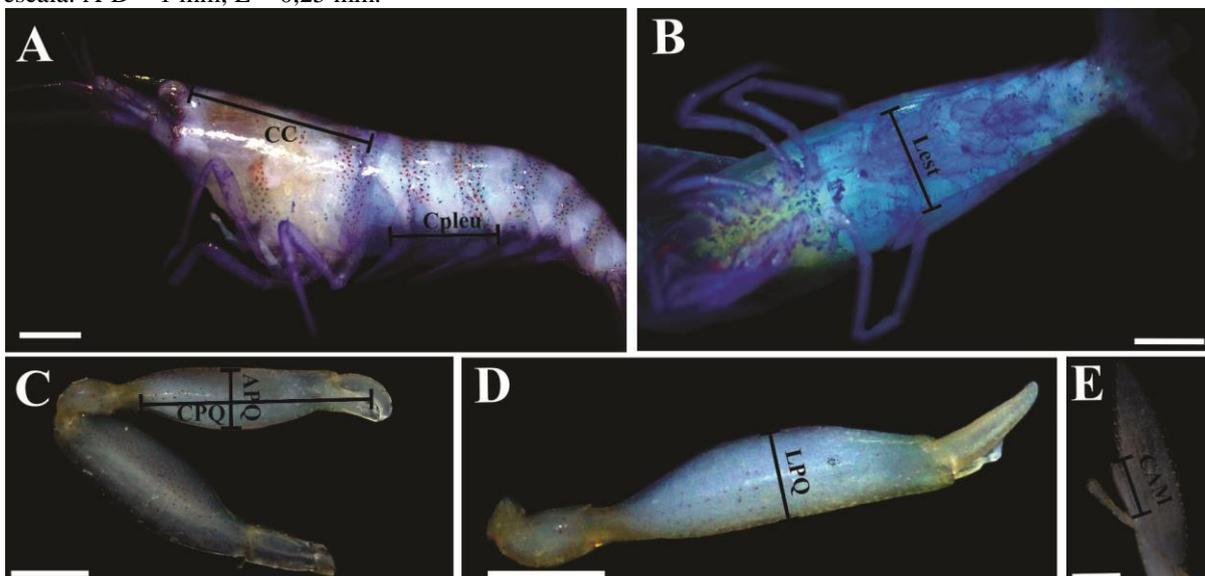
A razão sexual foi definida como a razão entre o número de machos pelo número total de indivíduos por 100 (ver Terossi & Mantelatto, 2010). O teste χ^2 com correção de Yates foi utilizado para comparar as porcentagens mensais e anual de machos e fêmeas. Os juvenis não foram incluídos na análise da razão sexual. O teste t de Student foi aplicado para avaliar se existe diferença significativa no comprimento de carapaça entre machos e fêmeas.

O teste t de Student também foi aplicado para avaliar se existe diferença significativa nos CC de machos heteroquelados e homoquelados. Com relação aos quelípodos dos machos homoquelados foi aplicada uma one-way ANOVA para verificar se havia diferença significativa entre os quelípodos (direito e esquerdo) e uma ANCOVA entre o CC e os quelípodos dos machos heteroquelados vs. homoquelados. A lateralidade da maior quela no primeiro par de pereopodos dos machos heteroquelados foi realizada em cada indivíduo, e a proporção testada pelo teste χ^2 . O valor de $\alpha = 5\%$ foi adotado em todos os testes.

Crescimento relativo e estimativa da maturidade sexual morfológica

Para o crescimento relativo foi utilizado somente os indivíduos que apresentavam todas as estruturas corporais presentes e em bom estado para as medições. As medidas biométricas incluíram o CC, comprimento, altura e largura do própodo dos quelípodos maior e menor para os machos do morfotipo heteroquelado (CPQM, APQM, LPQM, CPQm, APQm, LPQm), comprimento, altura e largura do própodo dos quelípodos direito e esquerdo para as fêmeas e machos do morfotipo homoquelado (CPQD, APQD, LPQD, CPQE, APQE, LPQE), comprimento da segunda pleura abdominal (CPleu), largura do segundo esternito abdominal (LEst) e comprimento do *appendix masculina* (CAM) (Figura 2). A equação alométrica $y = ax^b$ foi usada de forma linearizada ($\log y = \log a + b \log x$), em que y corresponde à variável dependente (estruturas corporais), a corresponde ao intercepto no eixo y , x é a variável biométrica independente (comprimento da carapaça) e b é o coeficiente alométrico ($b < 1$ alometria negativa, $b = 1$ isometria, $b > 1$ alometria positiva) de acordo com Hartnoll (1982). A condição alométrica b para cada estrutura foi testada mediante teste t de Student ($H_0: b = 1$) se os dados fossem homocedásticos e teste U Mann-Whitney ($H_0: b = 1$) se heterocedásticos.

Figura 2. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Dimensões morfométricas. A) Comprimento da carapaça (CC); B) largura do segundo esternito abdominal (LEst); C) comprimento e altura do própodo do quelípodo (CPQ e APQ); D) largura do própodo do quelípodo (LPQ); E) comprimento do *appendix masculina* (CAM). Barras de escala: A-D = 1 mm; E = 0,25 mm.



Para a estimativa da maturidade sexual morfológica de machos e fêmeas foi aplicada a análise não hierárquica *K-means clustering* com os dados logaritmizados que distribui os dados em um número predefinido de grupos (juvenis e adultos) minimizando a variância dentro dos grupos e maximizando entre eles para todas as relações. Depois dessa divisão em categorias demográficas foi aplicada uma análise de covariância (ANCOVA) para cada uma das variáveis dependentes e o CC para comparar os coeficientes angulares (b) e lineares (a) de juvenis e adultos. Para a estimativa do início da maturidade sexual das fêmeas foi também utilizado o método CC_{50} . O método consiste em estimar o tamanho em que 50% da população está morfológicamente madura, calculado a partir de frequências relativas das relações entre o comprimento da carapaça (variável independente) e variáveis morfológicas (pleura - fêmeas, e *appendix masculina* - machos). Os dados foram então ajustados a uma curva sigmoide seguindo os resultados da equação logística ($y = 1/(1+EXP(-r*(CC-CC_{50})))$), em que r é a interpolação, CC é o primeiro valor da mediana e CC_{50} é o CC em que 50% dos indivíduos atingem a maturidade. O ajuste da equação foi feito conforme o método dos mínimos quadrados (Vazzoler, 1996), estimando o valor da maturidade (CC_{50}) e usando interpolação (50%). Todas as análises foram realizadas nos softwares PAST (Paleontological STatistics 2.16) e BioEstat 5.0 e as figuras editadas no PhotoFiltre 7 e CorelDraw Graphics Suite X7.

RESULTADOS

Estrutura populacional

Um total de 1.917 indivíduos foi amostrado ao longo do período de estudo, dos quais, 45 juvenis (2,4%), 775 (40,4%) machos – 493 machos homoquelados (25,7%), 125 machos heteroquelados (6,5%), 157 machos indeterminados quanto ao morfotipo (ausência de um dos quelípodos) (8,2%) e 1.097 fêmeas (57,2%) – 543 fêmeas não ovígeras (28,3%) e 554 fêmeas ovígeras (28,9%). Adultos representaram uma grande parcela na população em todos os meses amostrados. A distribuição de frequência por classe de tamanho do número total de indivíduos (juvenis e adultos) é exibida na Figura 3. A distribuição ao longo dos meses exibiu uni e bimodalidade (Figura 4). Fêmeas ovígeras e juvenis estiveram presentes em quase todos os meses (exceto de julho a outubro), que é um indicativo de recrutamento contínuo. A frequência absoluta total de fêmeas e machos foi estatisticamente diferente (Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,05$).

O CC variou de 0,96 a 1,24 mm em juvenis ($1,13 \pm 0,07$), de 1,24 a 4,66 mm ($2,51 \pm 0,61$) em machos do morfotipo homoquelado, de 2,10 a 4,51 mm ($3,28 \pm 0,51$) em machos do morfotipo heteroquelado e de 1,24 a 5,08 mm ($2,77 \pm 0,82$) em fêmeas (tabela 1). O CC médio da população foi $2,68 \pm 0,79$. Machos e fêmeas diferiram significativamente em tamanho, com os machos sendo maiores (Mann-Whitney = 2,19; $P = 0,03$). Quando comparado separadamente fêmeas e machos heteroquelados houve diferença significativa em tamanho, sendo estes, maiores (Mann-Whitney = 6,83; $P < 0,0001$). No entanto, quando comparado fêmeas e machos homoquelados foi encontrado diferença significativa em tamanho, sendo as fêmeas, em média maiores (Mann-Whitney = 6,02; $P < 0,0001$). Na comparação feita entre machos heteroquelados e homoquelados, os heteroquelados foram significativamente maiores do que os homoquelados (Mann-Whitney = 11,04; $P < 0,0001$) (ver valores de média e desvio padrão na tabela 1). Com relação às medidas dos quelípodos dos machos heteroquelados vs. homoquelados não houve diferença significativa em todas as relações (ANOVA; $P > 0,05$). Já nas relações do CC e medidas dos quelípodos entre machos hetero e homoquelados houve diferença significativa em todas as relações, (ANCOVA; $P < 0,05$). Dos 111 machos heteroquelados analisados, 51 apresentaram o quelípodo maior no lado direito e 60 no lado esquerdo do corpo (D:E = 0,85; $\chi^2 = 0,73$; $P = 0,393$), sem haver diferença significativa na posição da estrutura.

Figura 3. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Frequência de distribuição por classe de tamanho (CC) do número total de indivíduos (juvenis, fêmeas e machos).

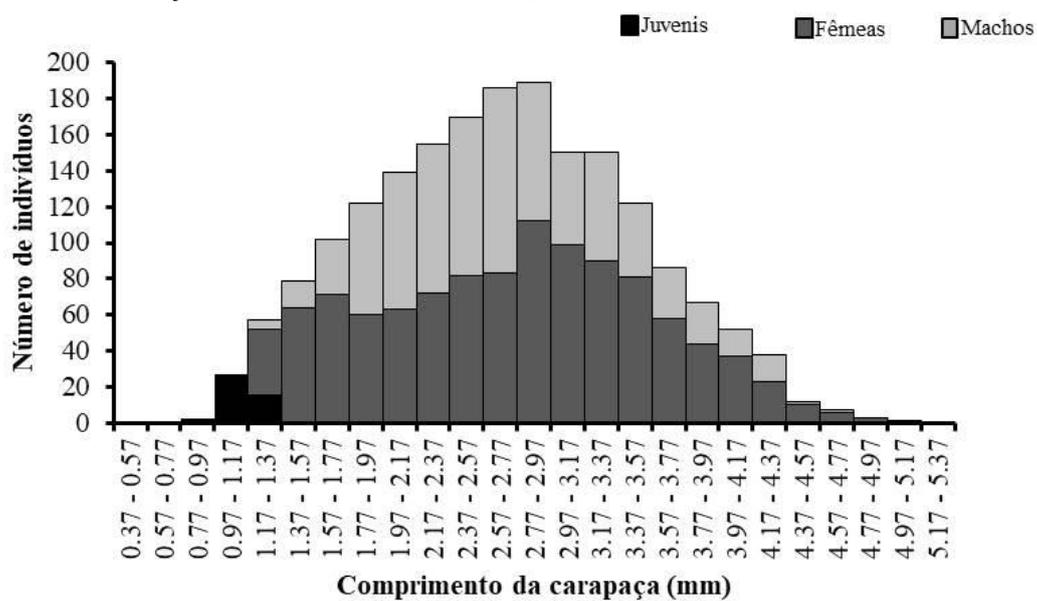


Figura 4. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Abundância mensal por classes de tamanho.

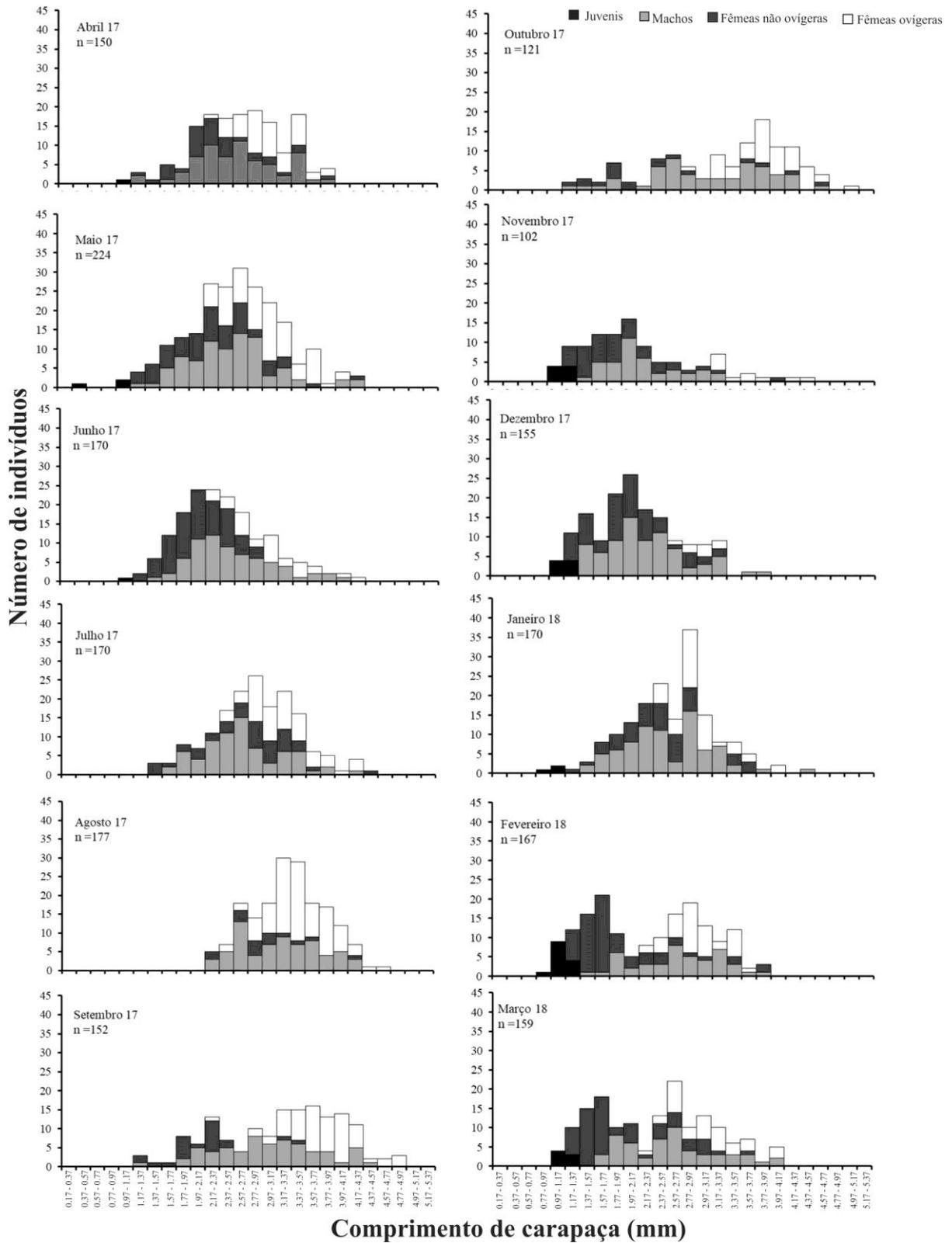


Tabela 1. *Athanas dimorphus*, Ortmann, 1894. Estatística descritiva das dimensões mínimas e máximas e médias das variáveis biométricas de juvenis, fêmeas e machos (homoquelados e heteroquelados).

Variáveis Biométricas	Juvenis			Fêmeas			Machos Homoquelados			Machos Heteroquelados		
	Mín.	Máx.	Média ± SD	Mín.	Máx.	Média ± SD	Mín.	Máx.	Média ± SD	Mín.	Máx.	Média ± SD
CC	0.96	1.24	1.13 ± 0.07	1.24	5.08	2.77 ± 0.82	1.24	4.66	2.51 ± 0.61	2.10	4.51	3.28 ± 0.51
CPQD	0.31	0.52	0.42 ± 0.05	0.22	2.05	0.98 ± 0.31	0.48	5.16	1.96 ± 1.06	-	-	-
APQD	0.09	0.16	0.13 ± 0.01	0.12	0.45	0.25 ± 0.06	0.14	1.30	0.48 ± 0.26	-	-	-
LPQD	0.09	0.14	0.12 ± 0.01	0.11	0.42	0.24 ± 0.06	0.11	1.11	0.42 ± 0.22	-	-	-
CPQE	0.25	0.49	0.40 ± 0.06	0.15	2.04	0.98 ± 0.32	0.44	4.89	1.90 ± 1.02	-	-	-
APQE	0.09	0.15	0.13 ± 0.01	0.12	0.45	0.26 ± 0.07	0.14	1.31	0.49 ± 0.26	-	-	-
LPQE	0.09	0.14	0.12 ± 0.01	0.11	0.43	0.24 ± 0.07	0.12	1.13	0.42 ± 0.22	-	-	-
CPQM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.27	5.30	3.45 ± 0.82
APQM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.35	1.49	0.92 ± 0.25
LPQM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.27	1.31	0.81 ± 0.22
CPQMn	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.65	4.74	2.88 ± 0.92
APQMn	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.19	1.31	0.73 ± 0.25
LPQMn	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.17	1.17	0.61 ± 0.21
CPleu	0.47	0.72	0.58 ± 0.07	0.21	3.53	1.92 ± 0.68	0.62	2.49	1.46 ± 0.34	1.19	2.40	1.87 ± 0.26
Lest	0.41	0.58	0.49 ± 0.04	0.50	2.63	1.44 ± 0.47	0.55	2.39	1.29 ± 0.34	0.86	2.31	1.67 ± 0.27
CAM	-	-	-	-	-	-	0.06	0.49	0.28 ± 0.07	0.14	0.51	0.35 ± 0.06

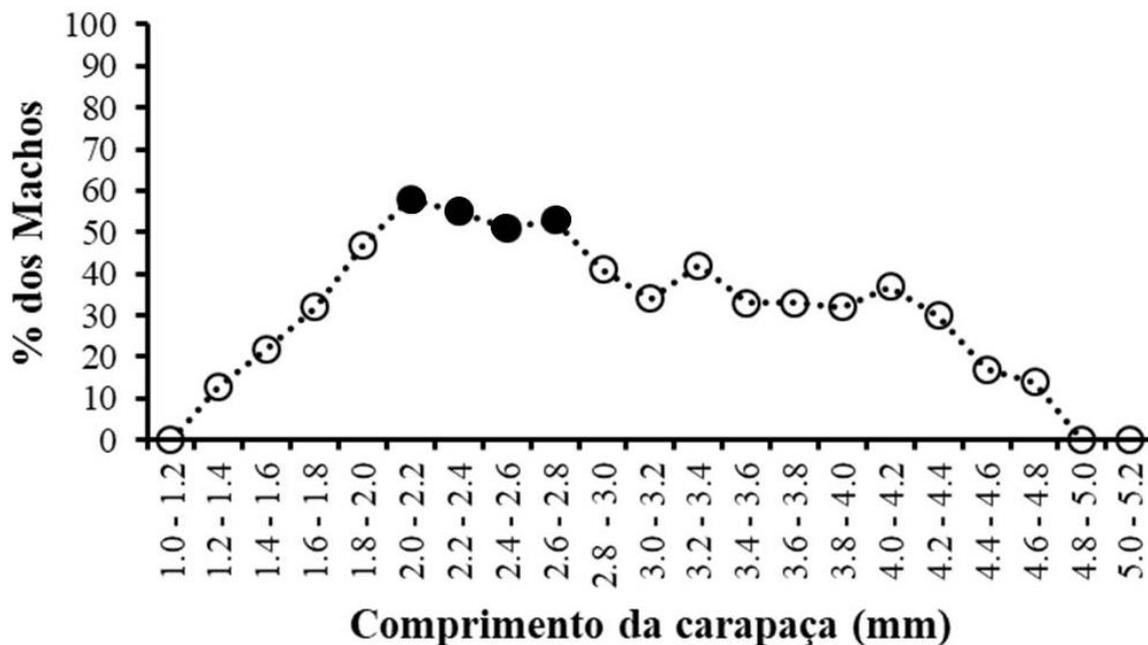
Obs.: Comprimento da carapaça (CC), comprimento do própodo do quelípodo direito (CPQD), altura do própodo do quelípodo direito (APQD), largura do própodo do quelípodo direito (LPQD), comprimento do própodo do quelípodo esquerdo (CPQE), altura do própodo do quelípodo esquerdo (APQE), largura do própodo do quelípodo maior (LPQM), comprimento do própodo do quelípodo maior (CPQM), altura do própodo do quelípodo maior (APQM), largura do própodo do quelípodo maior (LPQM), comprimento do própodo do quelípodo menor (CPQMn), altura do própodo do quelípodo menor (APQMn), largura do própodo do quelípodo menor (LPQMn), comprimento da segunda pleura abdominal (CPleu), largura do segundo esternito abdominal (Lest) e comprimento do *appendix masculina* (CAM).

Fêmeas foram mais abundantes que os machos, resultando numa razão sexual M:F de 1:1,29 desviando significativamente da proporção esperada 1:1 (teste $\chi^2 = 55,39$; $\chi^2_{\text{Yates}} = 55,04$; $P < 0,0001$). As razões sexuais mensais variaram entre os meses (Tabela 2). Na análise por classe de tamanho, a porcentagem de machos foi menor que a de fêmeas em todas as classes, exceto nas classes de 2.0 a 2.8 mm de tamanho (Figura 5).

Tabela 2. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Número total de machos e fêmeas e a razão sexual. * $P < 0.05$ = diferença significativa entre os sexos.

Mês	Machos		Fêmeas		Razão sexual	χ^2 (Yates)
	n	%	n	%	(M:F)	P
Abril . 2017	64	42.95%	85	57.05%	0.75	0.1013
Maio	85	38.46%	136	61.54%	0.63	0.0008*
Junho	69	40.83%	100	59.17%	0.69	0.021*
Julho	73	42.94%	97	57.06%	0.75	0.0777
Agosto	68	38.42%	109	61.58%	0.62	0.0026*
Setembro	63	41.48%	89	58.55%	0.71	0.0426*
Outubro	56	46.28%	65	53.72%	0.86	0.4671
Novembro	40	42.55%	54	57.45%	0.74	0.18
Dezembro	77	52.38%	70	47.61%	1.10	0.6207
Janeiro . 2018	80	47.90%	87	52.10%	0.92	0.6424
Fevereiro	45	29.41%	108	70.59%	0.42	<0.0001*
Março	55	36.18%	97	63.82%	0.57	0.0009*
Total	775		1097		0.71	<0.0001*

Figura 5. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Porcentagem de machos por classe de tamanho (os círculos sólidos representam as classes em que a porcentagem de machos foi maior que a de fêmeas).



Crescimento relativo e estimativa da maturidade sexual morfológica

Para a análise do crescimento relativo foram utilizados 1560 indivíduos, sendo 970 fêmeas e 589 machos (478 machos homoquelados e 111 machos heteroquelados). A descrição detalhada de cada uma das relações analisadas se encontra na tabela 3.

Durante a ontogenia das fêmeas, com relação aos quelípodos direito e esquerdo (comprimento, altura e largura do própodo) foi revelado mudança no crescimento apenas para o comprimento do própodo de ambos (Figura 6). Já nos machos (tanto nos heteroquelados quanto nos homoquelados) a análise do crescimento relativo resultou em alometria positiva em todas as relações dos quelípodos nas fases juvenil e adulta (Figuras 7, 8). Nas relações referentes ao comprimento da segunda pleura abdominal, as análises das fêmeas juvenis e adultas revelaram alometria positiva; as dos machos heteroquelados resultaram em alometria negativa em ambas as fases ontogenéticas e alometria positiva nos juvenis e negativa nos adultos dos machos homoquelados (Figura 9). Com relação à largura do segundo esternito abdominal, fêmeas, machos heteroquelados e homoquelados expressaram igualmente alometria positiva na fase juvenil. Na fase adulta as fêmeas apresentaram isometria, ao passo que ambos os tipos de machos expressaram alometria negativa (Figura 10). Por fim, com relação ao comprimento do *appendix masculina* somente os juvenis de machos homoquelados apresentaram alometria positiva, enquanto sua fase adulta resultou em negativa; os machos heteroquelados apresentaram alometria negativa na fase juvenil e adulta indicando que há uma diminuição no crescimento do *appendix masculina* à medida que a carapaça cresce em

comprimento (Figura 11). No entanto, para esta relação, na fase juvenil a alometria negativa não foi estatisticamente significativa (tabela 3).

Tabela 3. *Athanas dimorphus*, Ortman, 1894. Análise dos dados morfométricos logaritmizados, sendo o comprimento da carapaça (CC) a variável independente. *p = não significativo

Relação	Sexo	Grupo	n	Regressão (y = bx + a)	R ²	T Student (H0b=1)	p	Alometria
CPQD vs. CC	Fêmeas	Juv	292	y = 0.8039x - 0.4004	0.5728	69.698	< 0.0001	-
		Ad	678	y = 1.0743x - 0.491	0.7631	31.879	< 0.0001	+
	Machos homoquelados	Juv	115	y = 1.8671x - 0.5725	0.5919	12.9707	< 0.0001	+
		Ad	363	y = 2.124x - 0.5843	0.7687	7.8894	< 0.0001	+
CPQM vs. CC	Machos heteroquelados	Juv	16	y = 2.3667 - 0.6181	0.8152	2.9397	< 0.0001	+
		Ad	95	y = 1.2371x - 0.0971	0.717	3.0751	< 0.0001	+
LPQD vs. CC	Fêmeas	Juv	291	y = 0.7009x - 0.9612	0.6408	20.8747	< 0.0001	-
		Ad	679	y = 0.8984x - 1.0303	0.7515	260.3598	< 0.0001	-
	Machos homoquelados	Juv	115	y = 1.5607x - 1.1056	0.5661	13.1055	< 0.0001	+
		Ad	363	y = 2.0222x - 1.2182	0.7633	23.3185	< 0.0001	+
LPQM vs. CC	Machos heteroquelados	Juv	16	y = 2.3448x - 1.2722	0.8082	4.8242	< 0.0001	+
		Ad	95	y = 1.2257x - 0.7205	0.4859	11.906	< 0.0001	+
APQD vs. CC	Fêmeas	Juv	306	y = 0.6494x - 0.9003	0.614	21.4068	< 0.0001	-
		Ad	664	y = 0.8387x - 0.9692	0.7108	262.0944	< 0.0001	-
	Machos homoquelados	Juv	133	y = 1.5604x - 1.0615	0.5759	14.098	< 0.0001	+
		Ad	345	y = 2.1092x - 1.19	0.7518	22.7322	< 0.0001	+
APQM vs. CC	Machos heteroquelados	Juv	16	y = 2.0391x - 1.0885	0.7451	4.8242	< 0.0001	+
		Ad	95	y = 1.2613x - 0.6813	0.5419	11.906	< 0.0001	+
CPQE vs. CC	Fêmeas	Juv	306	y = 0.792x - 0.407	0.5086	21.3717	< 0.0001	-
		Ad	664	y = 1.1165x - 0.5146	0.7593	31.5714	< 0.0001	+
	Machos homoquelados	Juv	115	y = 1.8582x - 0.5816	0.5778	13.0262	< 0.0001	+
		Ad	363	y = 2.117x - 0.596	0.7722	9.0924	< 0.0001	+
CPQm vs. CC	Machos heteroquelados	Juv	17	y = 3.7484x - 1.3299	0.6323	4.3227	< 0.0001	+
		Ad	94	y = 1.4416x - 0.2836	0.4322	2.5332	< 0.0001	+
LPQE vs. CC	Fêmeas	Juv	305	y = 0.7198x - 0.9704	0.6245	172.7855	< 0.0001	-
		Ad	665	y = 0.9089x - 1.033	0.7531	262.0068	< 0.0001	-
	Machos homoquelados	Juv	133	y = 1.5767x - 1.1132	0.6311	14.098	< 0.0001	+
		Ad	345	y = 1.9995x - 1.2041	0.7517	22.7322	< 0.0001	+
LPQm vs. CC	Machos heteroquelados	Juv	20	y = 2.723x - 1.5894	0.6424	5.5468	< 0.0001	+
		Ad	91	y = 1.3983x - 0.9386	0.3431	11.5868	< 0.0001	+
APQE vs. CC	Fêmeas	Juv	300	y = 0.6408x - 0.9006	0.5749	21.1955	< 0.0001	-
		Ad	670	y = 0.8368x - 0.9625	0.7112	259.5238	< 0.0001	-
	Machos homoquelados	Juv	167	y = 1.5859x - 1.0631	0.569	15.8036	< 0.0001	+
		Ad	311	y = 1.9902x - 1.1309	0.7126	21.5813	< 0.0001	+
APQm vs. CC	Machos heteroquelados	Juv	16	y = 2.8237x - 1.5702	0.5622	4.8242	0.0008	+
		Ad	95	y = 1.5458x - 0.9399	0.416	11.906	< 0.0001	+
CPlou vs. CC	Fêmeas	Juv	258	y = 1.2774x - 0.2913	0.8767	19.0064	< 0.0001	+
		Ad	712	y = 1.1271x - 0.2134	0.7889	25.267	< 0.0001	+
	Machos homoquelados	Juv	180	y = 1.153x - 0.2767	0.863	16.2671	< 0.0001	+
		Ad	298	y = 0.8498x - 0.1667	0.8292	43.6809	< 0.0001	-
	Machos heteroquelados	Juv	36	y = 0.9511x - 0.2125	0.8654	22.7921	< 0.0001	-
		Ad	75	y = 0.7548x - 0.1125	0.6494	35.6153	< 0.0001	-
LEst vs. CC	Fêmeas	Juv	273	y = 1.268x - 0.3762	0.8416	20.1948	< 0.0001	+
		Ad	697	y = 0.9811x - 0.2694	0.8417	64.7487	< 0.0001	0
	Machos homoquelados	Juv	145	y = 1.2009x - 0.3609	0.812	15.6582	< 0.0001	+
		Ad	333	y = 0.9299x - 0.2546	0.8164	50.6004	< 0.0001	-
	Machos heteroquelados	Juv	31	y = 1.3335x - 0.4341	0.6945	6.7648	< 0.0001	+
		Ad	80	y = 0.8535x - 0.2142	0.6591	39.7819	< 0.0001	-
CAM vs. CC	Machos homoquelados	Juv	145	y = 1.9065x - 1.1936	0.5813	14.7225	< 0.0001	+
		Ad	333	y = 0.781x - 0.8637	0.4793	22.3327	< 0.0001	-
	Machos heteroquelados	Juv	7	y = 0.6847x - 0.9044	0.0165	3.1305	0.7838*	-
		Ad	104	y = 0.7735x - 0.8545	0.5038	113.507	< 0.0001	-

Obs.: Comprimento da carapaça (CC), comprimento do própodo do quelípodo direito (CPQD), altura do própodo do quelípodo direito (APQD), largura do própodo do quelípodo direito (LPQD), comprimento do própodo do quelípodo esquerdo (CPQE), altura do própodo do quelípodo esquerdo (APQE), largura do própodo do quelípodo esquerdo (LPQE), comprimento do própodo do quelípodo maior (CPQM), altura do própodo do quelípodo maior (APQM), largura do própodo do quelípodo maior (LPQM), comprimento do própodo do quelípodo menor (CPQm), altura do própodo do quelípodo menor (APQm), largura do própodo do quelípodo menor (LPQm), comprimento da segunda pleura abdominal (CPlou), largura do segundo esternito abdominal (LEst), comprimento do *appendix masculina* (CAM); número de indivíduos (n), intercepto no eixo das ordenadas (a), constante alométrica (b), coeficiente de determinação (R²), teste t de Student (T), probabilidade de significância (p), alometria positiva (+), alometria negativa (-) e isometria (0).

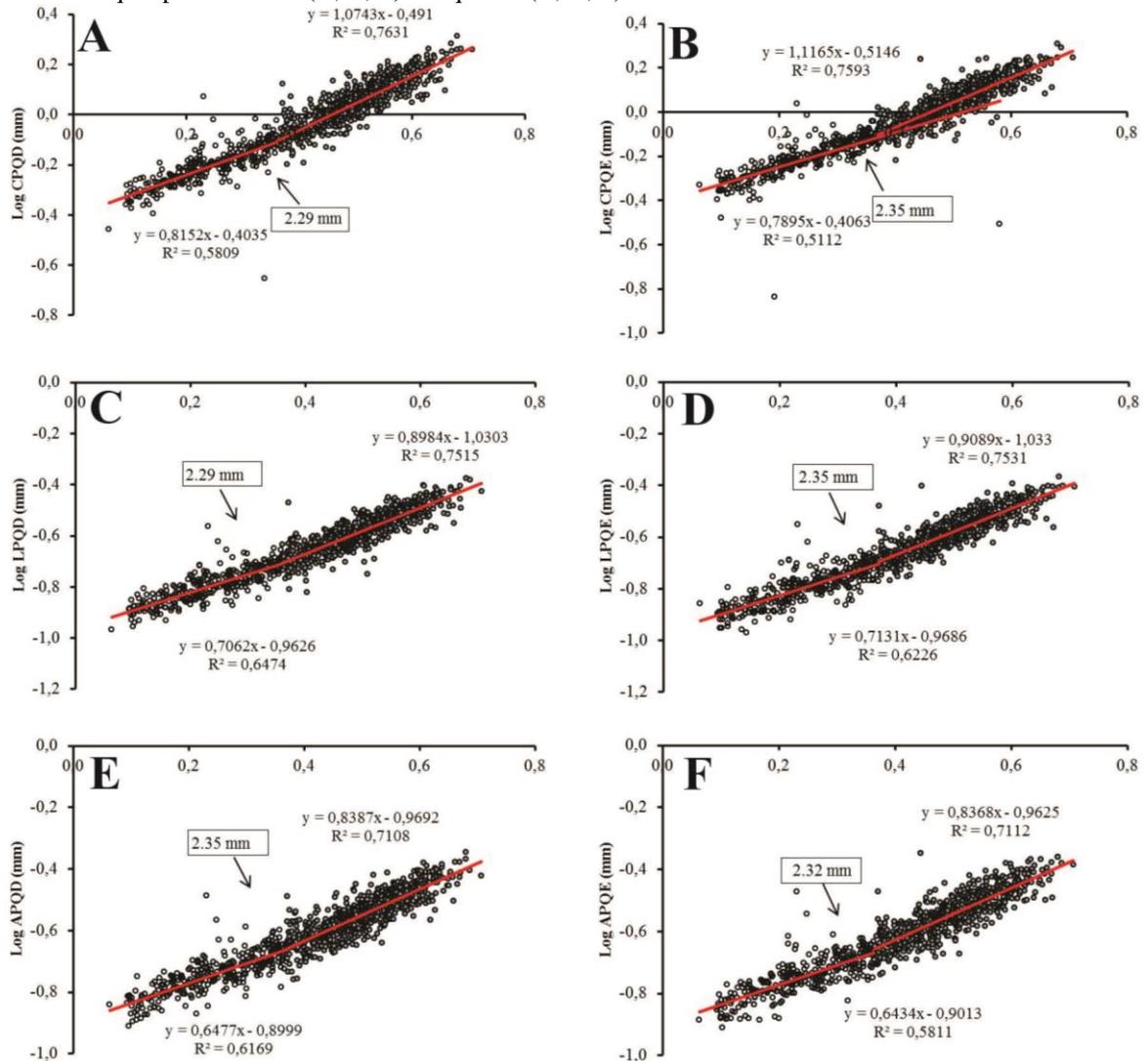
Nas fêmeas as relações não apresentaram diferença significativa entre juvenis e adultos (ANCOVA, $P > 0,05$), exceto CC vs. CPlou ($P = 1,17^{-9}$) e CC vs. LEst ($P = 1,33^{-5}$). Nos machos heteroquelados e homoquelados todas as relações apresentaram diferença

significativa entre jovens e adultos (ANCOVA, $P < 0,05$) exceto as relações CC vs. CPlou ($P = 0,2746$) e CC vs. LEst ($P = 0,851$) nos machos heteroquelados, e CC vs. LPQD ($P = 0,3159$) e CC vs. CAM ($P = 0,6583$) nos machos homoquelados (Tabela 4).

O valor estimado de CC que os indivíduos atingem a maturidade sexual morfológica é expresso nas figuras 6 a 11, sendo 2,19 mm nas fêmeas, 2,74 mm nos machos heteroquelados e 2,05 mm nos machos homoquelados com base nas melhores relações. Dessa forma, entre as categorias demográficas, as relações que melhor representaram mudanças no coeficiente alométrico foram o CPlou vs. CC nas fêmeas ($R^2 = 0,8767$), CPQM vs. CC nos machos heteroquelados ($R^2 = 0,8152$) e CPQE vs. CC nos machos homoquelados ($R^2 = 0,7722$). A análise do CC_{50} estimado no valor de 2,17 mm das fêmeas, 2,48 mm dos machos heteroquelados e 2,13 mm de comprimento de carapaça dos machos homoquelados (Figura 12).

O tamanho estimado da maturidade sexual morfológica em fêmeas (2,19 mm de CC) foi reforçado pelos dados da maturidade estimada com base no CC_{50} (2,17 mm de CC), mas sendo menores que o valor encontrado na maturidade sexual funcional (2,21 mm de CC).

Figura 6. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento, largura e altura dos quelípodos direito (A, C, E) e esquerdo (B, D, F) de fêmeas.



Comprimento da Carapaça (mm)

Figura 7. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento, largura e altura dos quelípodos maior (A, C, E) e menor (B, D, F) de machos heteroquelados.

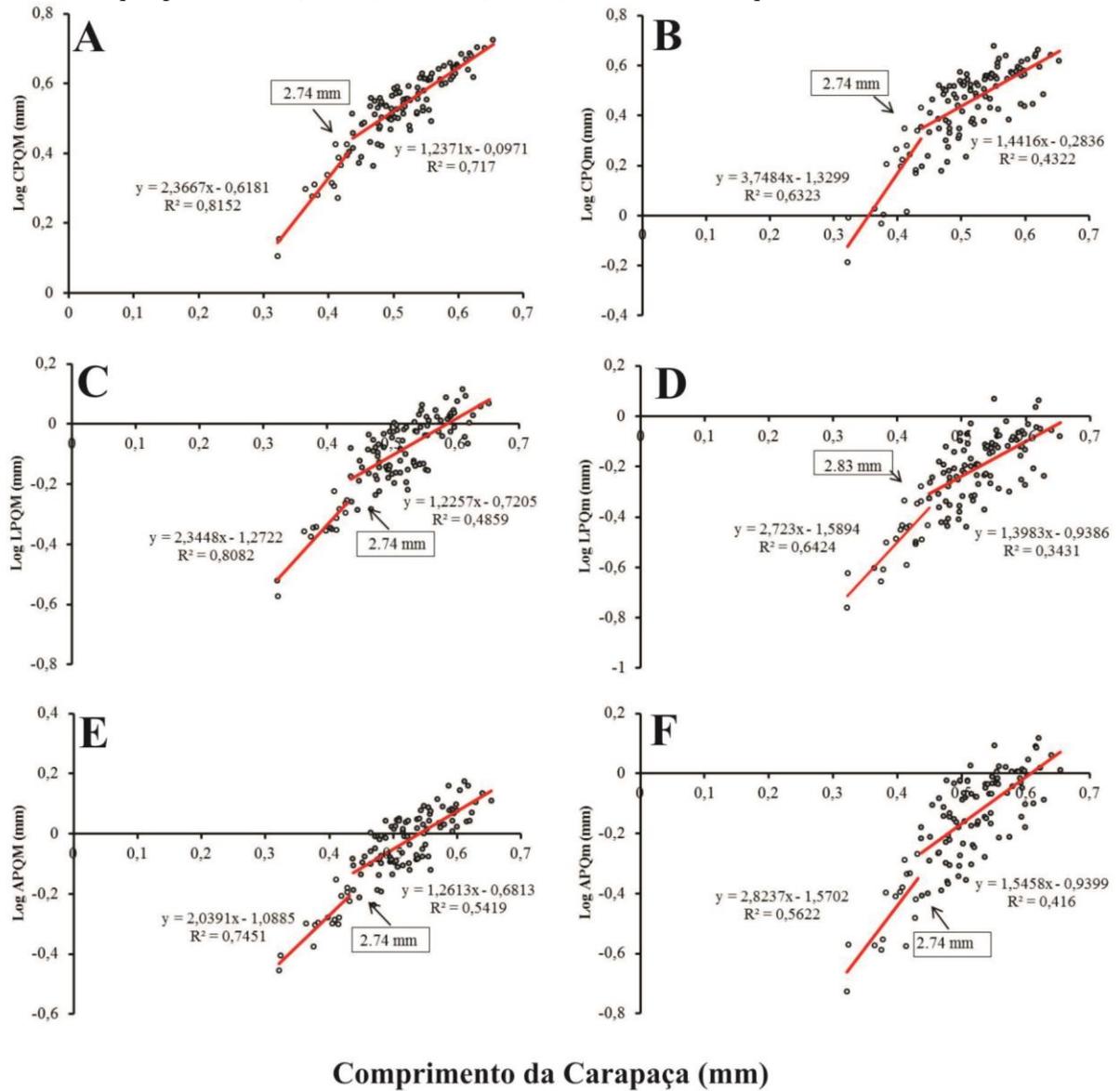


Figura 8. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento, largura e altura dos quelípodos direito (A, C, E) e esquerdo (B, D, F) de machos homoquelados.

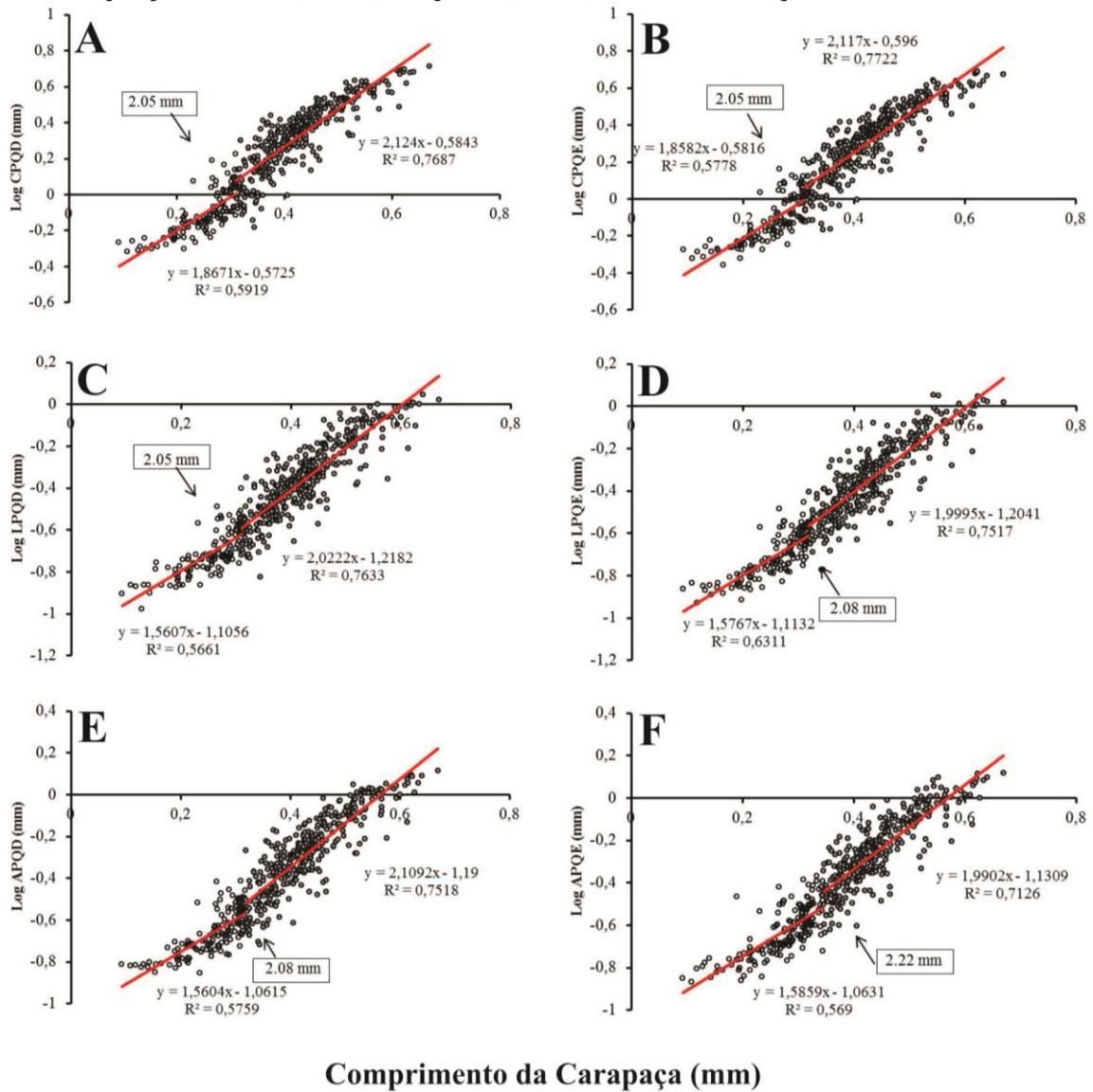


Figura 9. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento da segunda pleura abdominal de fêmeas (A), machos heteroquelados (B) e homoquelados (C).

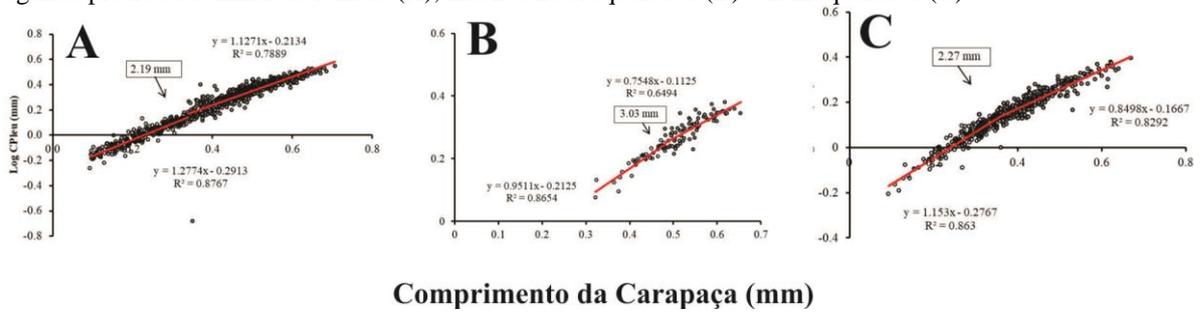


Figura 10. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e largura do segundo esternito abdominal de fêmeas (A), machos heteroquelados (B) e homoquelados (C).

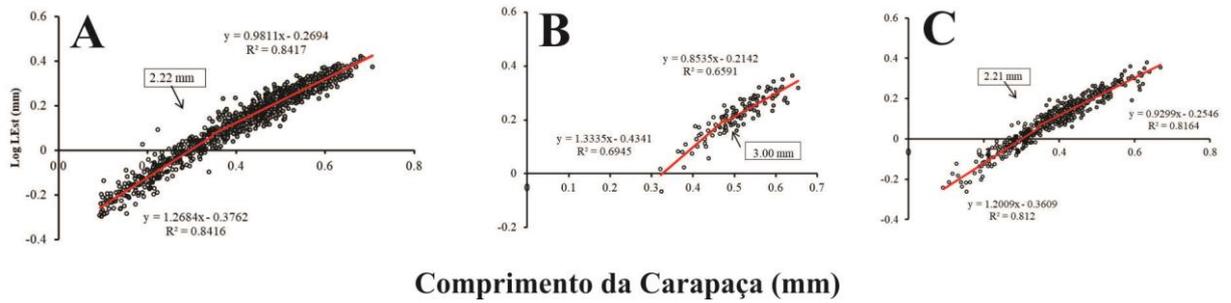


Figura 11. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Relação entre o comprimento da carapaça e comprimento do *appendix masculina* de machos heteroquelados (A) e homoquelados (B).

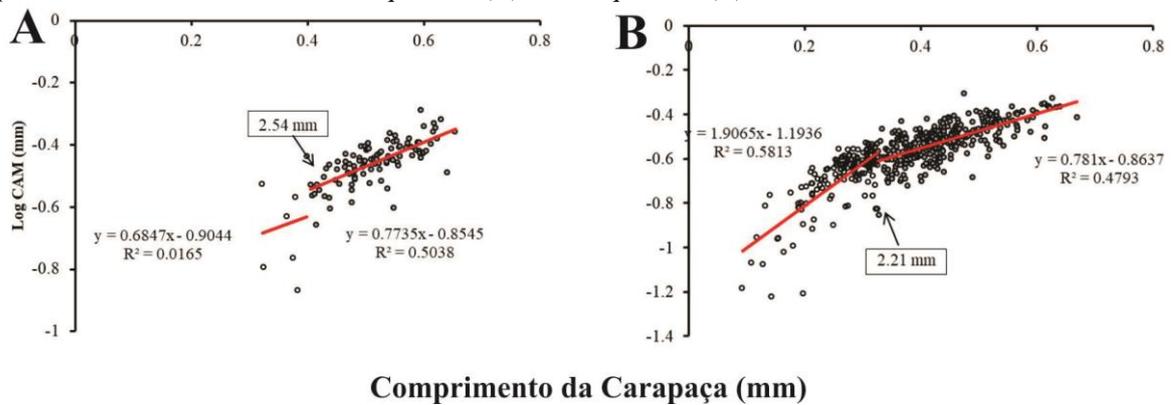
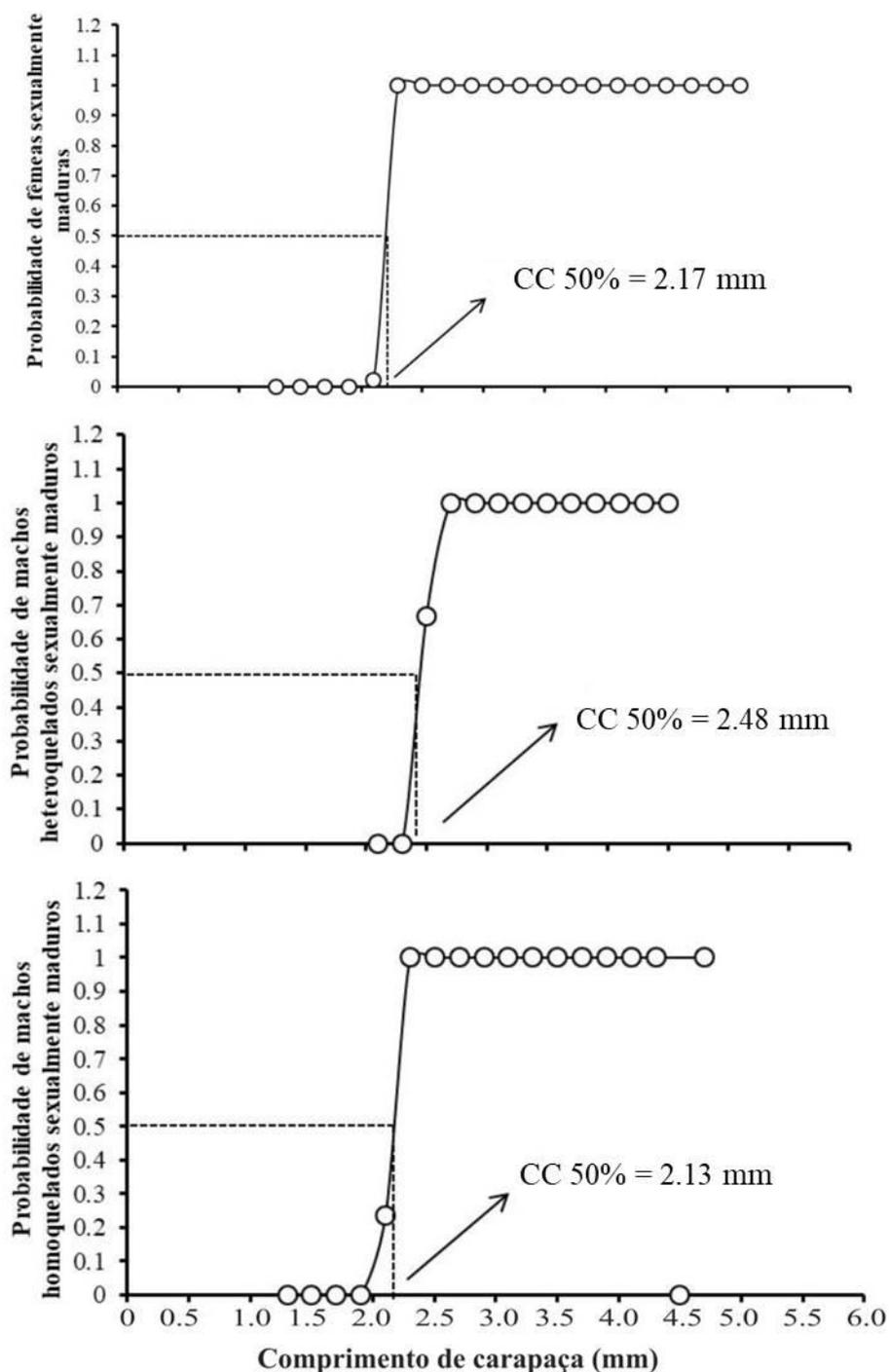


Tabela 4. *Athanas dimorphus*, Ortmann, 1894. Resultados da análise de covariância (ANCOVA).

Relação	Sexo (J vs. A)	ANCOVA F (a)	ANCOVA F (b)	P (a)	P (b)
CPQD vs. CC	F	0.4714	37.63	0.4925	1.25E-09
	M.Homoq.	17.96	2.269	2.72E-05	0.1327
CPQM vs. CC	M. Heteroq.	16.75	12.75	8.26E-05	0.000534
LPQD vs. CC	F	1.438	29.34	0.2308	7.67E-08
	M.Homoq.	1.008	8.111	0.3159	0.004592
LPQM vs. CC	M. Heteroq.	17.32	5.155	6.37E-05	0.02519
APQD vs. CC	F	1.144	27.94	0.2851	1.54E-07
	M.Homoq.	4.771	12.67	0.02944	0.000408
APQM vs. CC	M. Heteroq.	17.8	2.899	5.14E-05	0.09156
CPQE vs. CC	F	0.0804	49.48	0.7768	3.78E-12
	M.Homoq.	16.83	2.329	4.80E-05	0.1277
CPQm vs. CC	M. Heteroq.	9.964	12.28	0.002069	0.00067
LPQE vs. CC	F	0.0084	27.24	0.927	2.20E-07
	M.Homoq.	5.965	8.526	0.01496	0.003668
LPQm vs. CC	M. Heteroq.	8.841	3.964	0.003633	0.04903
APQE vs. CC	F	0.1879	28.02	0.6648	1.49E-07
	M.Homoq.	21.25	8.77	5.18E-06	0.003215
APQm vs. CC	M. Heteroq.	10.26	2.84	0.001783	0.08697
CPleu vs. CC	F	37.76	11.45	1.17E-09	0.0007453
	M.Homoq.	5.157	54.47	0.0236	7.13E-13
LEst vs. CC	M. Heteroq.	1.206	3.474	0.2746	0.06509
	F	19.16	70.66	1.33E-05	1.51E-16
CAM vs. CC	M.Homoq.	17.63	28.16	3.20E-05	1.72E-07
	M. Heteroq.	0.03543	9.53	0.851	0.002575
CAM vs. CC	M.Homoq.	0.1958	89.33	0.6583	1.54E-19
	M. Heteroq.	9.297	0.01215	0.002887	0.9124

Obs: Comprimento da carapaça (CC), comprimento do própodo do quelípodo direito (CPQD), altura do própodo do quelípodo direito (APQD), largura do própodo do quelípodo direito (LPQD), comprimento do própodo do quelípodo esquerdo (CPQE), altura do própodo do quelípodo esquerdo (APQE), largura do própodo do quelípodo esquerdo (LPQE), comprimento do própodo do quelípodo maior (CPQM), altura do própodo do quelípodo maior (APQM), largura do própodo do quelípodo maior (LPQM), comprimento do própodo do quelípodo menor (CPQm), altura do própodo do quelípodo menor (APQm), largura do própodo do quelípodo menor (LPQm), comprimento da segunda pleura abdominal (CPleu), largura do segundo esternito abdominal (LEst), comprimento do *appendix masculina* (CAM); intercepto (a), inclinação da reta (b), probabilidade de significância (P).

Figura 12. *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894. Tamanho da maturidade sexual morfológica de fêmeas, machos heteroquelados e machos homoquelados estimado com base no CC ajustado à equação logística.



DISCUSSÃO

Estrutura populacional

Juvenis e adultos de *Athanas dimorphus*, especialmente fêmeas ovígeras, estiveram presentes em praticamente todos os meses do período amostrado, sendo os adultos dominantes, variando entre as classes de tamanho. É comum em regiões tropicais indivíduos de quase

todas as classes de tamanho ser encontrados ao longo do ano, uma vez que a temperatura e disponibilidade de recursos constantes na região dos trópicos promove a reprodução contínua (Bauer, 1989; 1992; 2004). A estrutura populacional de alfeídeos de regiões tropicais previamente estudados também apresentou esse comportamento: *A. dentipes* Guérin, 1832 do sul da Espanha (Fernández-Muñoz & García-Raso, 1987), *Alpheus carlae* Anker, 2012 (como *Alpheus armillatus*) do sudeste do Brasil (Mossolin *et al.*, 2006), *A. estuariensis* Christoffersen, 1984 do nordeste do Brasil (Costa-Souza *et al.*, 2017). O mesmo padrão também foi observado para os carídeos *Atya scabra* Leach, 1815 por Galvão & Bueno (2000), *Macrobrachium olfersi* Wiegmann, 1836 por Mossolin & Bueno (2002) e *M. amazonicum* Heller, 1862 por Bentes *et al.* (2011).

Machos heteroquelados e fêmeas de *A. dimorphus* são dimórficos sexualmente quanto ao tamanho corpóreo. Machos atingirem maiores tamanhos que fêmeas representa uma característica comumente encontrada em camarões carídeos, embora isso dependa do tipo de sistema de pareamento da espécie (ver Correa & Thiel, 2003), além de que é comumente aceito que o investimento de energia em reprodução (particularmente em fêmeas) reduz o crescimento (Hartnoll, 1985). A capacidade de se investir energia em crescimento e reprodução é importante para explicar invasões bem sucedidas em novos ambientes (Vázquez *et al.*, 2012).

A presença de diferentes tipos de morfotipos em machos não é algo comum em carídeos, apesar de haver exceções. De acordo com Ra'anan & Sagi (1985), a existência de morfotipos distintos pode prover sucesso para questões adaptativas e reprodutivas. Apesar da escassez de investigações sobre comportamento agonístico para o gênero *Athanas*, havendo relatos apenas para a espécie *A. indicus* (Gherardi & Calloni, 1993) foi observado dois distintos morfotipos de machos da população de *A. dimorphus* com relação ao primeiro par de pereiópodos. Anker (2003) num estudo realizado na Singapura relatou polimorfismo no primeiro par de quelípodos de *Athanas polymorphus* Kemp, 1915 com quelípodos fortemente assimétricos em ambos os sexos. No entanto ainda não é claro se esse polimorfismo é resultado de uma plasticidade fenotípica do grupo e se apresenta importância taxonômica. No palaemonídeo *Macrobrachium rosenbergii* de Man, 1879 há a existência de três morfotipos de machos quanto ao tamanho corpóreo e comportamento de acasalamento (Ra'anan & Sagi, 1985). Os autores sugerem que estas variações sejam atribuídas a questões ambientais. Constantz (1975) menciona que em ambientes altamente competitivos, em que haja alta frequência de machos maiores, há um favorecimento de machos menores uma vez que os maiores demandam mais tempo e energia com comportamentos agonísticos. Por outro lado, se

a frequência de machos maiores é baixa sua vantagem reprodutiva sobre os machos menores deve aumentar (Constantz, 1975), o que parece ser o caso de *A. dimorphus* em que os machos maiores (heteroquelados) foram menos frequentes na população. Numa estratégia evolutiva estável, as proporções dos morfotipos de machos devem estar em equilíbrio (Maynard Smith & Price, 1973). Maiores discussões acerca da funcionalidade desses morfotipos de machos de *A. dimorphus* são limitadas devido à ausência de estudos comportamentais.

A distribuição da frequência de indivíduos por classe de tamanho pode ser considerada estável, devido à frequência de juvenis e adultos ao longo do período de estudo. O duplo padrão de uni e bimodalidade também foi encontrado por Almeida *et al.* (2011) na população de *Nematopalaemon schmitti* Holthuis, 1950 do sudeste do Brasil. Consoante Díaz & Conde, (1989), unimodalidade identificada numa população reflete em recrutamento contínuo, ao passo que bi ou polimodalidade reflete em mortalidade ou comportamento diferencial.

A razão sexual favoreceu as fêmeas, com o predomínio destas na população. A seleção natural favorece a proporção 1:1 (Fisher, 1958), entretanto, desvios nessa proporção não são tão incomuns em crustáceos marinhos (Wenner, 1972). Este aspecto aparenta ser comum em camarões carídeos, como registrada para espécies do gênero *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 (Mossolin & Bueno, 2002; Antunes & Oshiro, 2004; Fransozo *et al.*, 2004; Lima *et al.*, 2015; Pescinelli *et al.*, 2016), mas não é tão comum em alfeídeos do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 (Fernandéz-Muñoz & García-Raso, 1987; Mathews, 2002; Mossolin *et al.*, 2006; Costa-Souza *et al.*, 2017; Pescinelli *et al.*, 2018) em que geralmente a proporção M:F não desvia da esperada, estando provavelmente relacionada ao comportamento de pareamento na monogamia social (Correa & Thiel, 2003) observado para algumas espécies do gênero (Knowlton, 1980; Rahman *et al.*, 2003; Pescinelli *et al.*, 2017). Variações na razão sexual podem ser decorrentes de diferenças no tamanho, mortalidade, natalidade entre machos e fêmeas (Wenner, 1972; Botelho *et al.*, 2001) e pela preferência de diferentes habitats entre os sexos (Berglund, 1981).

Athanas dimorphus é uma espécie sexualmente dimórfica quanto ao mero do primeiro par de pereiópodos. A diferença existente nos quelípodos entre machos e fêmeas sugere diferença comportamental e entre machos heteroquelados e homoquelados é um possível indicativo de formação de categorias hierárquicas no grupo (machos dominantes e machos submissos ou transicionais, como observado por Ra'anán & Sagi (1985) para *Macrobrachium rosenbergii*). A diferença existente entre quelípodos de machos e fêmeas pode também ser explicada consoante Hartnoll (1974) que afirma que estas estruturas são reconhecidas como importantes caracteres sexuais secundários em machos.

Não foi observado lateralidade no quelípodo maior dos machos heteroquelados de *A. dimorphus* semelhante ao observado em camarões do gênero *Alpheus* já investigados (Dawes, 1934; Young *et al.*, 1994; Rodrigues *et al.*, 2009; Soledade *et al.*, 2018). Nos alfeídeos este aspecto foi somente observado em *Synalpheus brevicarpus* (Herrick, 1911). Assim como descrito por Hartnoll (1982), a maioria dos decápodos com heteroquelia marcante não apresenta lateralidade para o quelípodo maior. A lateralidade desta estrutura tem sido relatada em caranguejos braquiúros com razões relacionadas à manipulação de presas (Mariappan, Balasundaram & Schmitz, 2000). Na família Alpheidae mais espécies são necessárias para investigar esta questão, possivelmente a posição do quelípodo não implica em importância adaptativa (Soledade *et al.*, 2018).

Crescimento relativo e estimativa da maturidade sexual morfológica

O crescimento dos crustáceos é um processo altamente estruturado em fases distintas que comumente envolvem o crescimento diferenciado de certos apêndices em relação a outro (Hartnoll, 1978). Variações no padrão de crescimento de estruturas corporais entre os sexos podem refletir em estratégias de alocação energética (Pescinelli *et al.*, 2018). A alometria positiva revelada em todas as relações dos quelípodos dos machos demonstra que esta estrutura cresce numa proporção maior do que o comprimento corpóreo (CC) dos indivíduos, evidenciando supostamente uma maior alocação energética para o desenvolvimento deste apêndice, uma vez que em camarões alfeídeos os quelípodos apresentam relevante importância para a sobrevivência dos indivíduos quanto à defesa e pareamento (Conover & Miller, 1978). Ainda que escasso conhecimento sobre comportamento agonístico para o gênero, possivelmente o padrão de desenvolvimento esteja relacionado a essa questão. Em contrapartida, em fêmeas de *A. dimorphus* foi observada uma taxa pequena de alometria positiva para as relações dos quelípodos, significando que estes organismos não direcionam tanta energia para o desenvolvimento deste apêndice. O mesmo padrão foi encontrado para *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 por Pescinelli *et al.* (2018).

As relações de crescimento da segunda pleura abdominal de *A. dimorphus* exibiram um padrão diferente entre os sexos. A alometria positiva desta estrutura em fêmeas jovens e adultas demonstra que o crescimento da segunda pleura ocorre em proporção maior que a carapaça. Em carídeos, o aumento da segunda pleura em fêmeas é uma importante adaptação para a incubação da prole, garantindo o sucesso reprodutivo (Bauer, 2004). A alometria negativa encontrada nos machos para a estrutura reflete a pouca relevância da mesma para aspectos reprodutivos, sendo de caráter tipicamente estrutural. Com relação ao alargamento

do segundo esternito abdominal, que também constitui a câmara incubadora em carídeos por abrigar os embriões até a eclosão, fêmeas, machos hetero e homoquelados exibiram o mesmo padrão de crescimento na fase jovem, enquanto as mesmas apresentaram isometria, ambos os morfotipos de machos exibiram alometria negativa na fase adulta. Como reportado por alguns autores (Bond & Buckup, 1982; Barros & Fontoura, 1996), isometria nas estruturas abdominais resulta em mais espaço para a prole, além de que o tamanho do cefalotórax das fêmeas pode resultar no aumento da fecundidade, uma vez que as gônadas que produzem os oócitos ficam alojadas nessa região (Negreiros-Fransozo *et al.*, 2003; Bauer, 2004). Nos machos a alometria negativa da mesma estrutura na fase adulta justifica o fato dela não apresentar relevância reprodutiva para a categoria (Herrera *et al.*, 2018).

A alometria negativa encontrada para o *appendix masculina* não é algo comum em camarões carídeos. Em trabalhos prévios onde isso tem sido investigado tem-se verificado crescimento alométrico positivo neste apêndice (Fernández-Muñoz & García-Raso, 1987; Herrera *et al.*, 2018; Pescinelli *et al.*, 2018). Este resultado aponta a necessidade de um estudo mais aprofundado relacionado à estrutura e funcionalidade deste apêndice em *A. dimorphus*.

O tamanho em que os indivíduos atingem a maturidade sexual morfológica é levemente diferente entre os sexos, com os machos homoquelados atingindo a maturidade sexual com tamanho menor que os machos heteroquelados e as fêmeas. Isto pode estar relacionado à estratégia reprodutiva da espécie, sabendo que fêmeas que atingem a maturidade com um maior tamanho podem comumente gerar uma prole maior, uma vez que fêmeas maiores podem incubar mais embriões (Bauer, 2004). De acordo com Sastry (1983) o tamanho em que uma espécie atinge essa maturidade pode variar de acordo com fatores genéticos ou ambientais, além de que alterações na disponibilidade de recursos e interações ecológicas também afetam o direcionamento de energia para a reprodução (Heino & Kaitala, 1999).

O tamanho estimado em que 50% das fêmeas de *A. dimorphus* atingem a maturidade sexual (2,17 mm de CC) foi menor com relação ao encontrado para a população de *Nematopalaemon schimitti* Holthuis, 1950 do Rio de Janeiro (CC = 9,30 mm) (Herrera *et al.*, 2018) e de *Alpheus euphrosyne* De Man, 1897 da Índia (CC = 10,6 mm) (Harikrishnan *et al.*, 2010). Com relação à maturidade funcional (baseada na menor fêmea ovígera observada portando embriões) também foi menor (2,21 mm de CC) ao encontrado para *Alpheus estuariensis* (5,9 mm de CC) da Bahia (Costa-Souza *et al.*, 2014). Nosso estudo mostrou que *Athanas dimorphus* atinge a maturidade sexual mais cedo que alguns carídeos já estudados.

O atual estudo provê informações inéditas sobre a biologia populacional de *A. dimorphus*, tal como a existência de dois morfotipos de machos com relação à morfologia do primeiro par de quelípodos, o que precisa ser futuramente melhor explorado do ponto de vista comportamental. Foram gerados também dados inéditos sobre aspectos como dimorfismo sexual, período reprodutivo, recrutamento, razão sexual, crescimento relativo e maturidade sexual morfológica. A partir dos resultados expostos é possível concluir que este camarão apresenta um grande potencial invasor, tendo em vista que apresenta grande abundância de fêmeas ovígeras e juvenis ao longo do ano, comensal com atividade humana. Essas informações nos permitem sugerir também que a espécie encontra-se bem adaptada à localidade estudada. Por outro lado, estudos futuros devem visar o entendimento de características como interações ecológicas, sistema de acasalamento, desenvolvimento gonadal, longevidade, além da averiguação de possíveis impactos ecológicos causados por *A. dimorphus* à fauna nativa.

REFERÊNCIAS

- Almeida, A., Fransozo, V., Teixeira, G.M., Furlan, M., Hiroki, K.A.N. & Fransozo, A. 2011. Population structure and reproductive period of whitebelly prawn *Nematopalaemon schmitti* (Holthuis 1950) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) on the southeastern coast of Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, **55**(1):30–39.
- Almeida, A.O., Simões, S.M., Costa, R.C. & Mantelatto, F.L. 2012. Alien shimps in evidence: new records of the genus *Athanas* Leach, 181 on the coast of São Paulo, Southern Brazil (Caridea:Alpheidae). *Helgoland Marine Research*, **66**(4): 557–565.
- Almeida, A.O., Costa-Souza, A.C., Soledade, G.O. & Santos, P.S. 2015. Conquering new territories in the “new world”: the alien shrimp *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Decapoda:Alpheidae) on the coast of Pernambuco, northeastern Brazil. *Nauplius*, **23**(2):120–124.
- Anker, A., Jeng, M.S & Chan, T.Y. 2001. Two unusual new species of Alpheidae (Crustacea, Decapoda), associated with upogebiid mudshimps in Taiwan and Vietnam. *Journal of Crustacean Biology*, **21**(4):1049–1061.
- Anker, A. 2003. Alpheid shrimps from the mangroves and mudflats os Singapore. Part.1. Genera *Salmoneus*, *Athanas* and *Potamalpheops*, with the description of two new species (Crustacea: Decapoda: Caridea). *The Raffles Bulletin of Zoology*, **51**(2):283–314.

- Anker, A. & Ahyong, S.T. 2007. Description of the two new species of the shrimp genus *Athanas* Leach, 1814 (Decapoda:Alpheidae) from Australia and West Africa, with remarks on *A. amazone* Holthuis, 1951. *Zootaxa*, **1563**:17–30.
- Anker, A. & Jeng, M. S. 2007. Establishment of a new genus for *Arete borradailei* Coutière, 1903 and *Athanas verrucosus* Banner and Banner, 1960, with redefinitions of *Arete* Stimpson, 1860 and *Athanas* Leach, 1814 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zoological Studies*, **46**: 454–472.
- Anker, A., Naderloo R., & Marin I. 2010. On a new species of the shrimp genus *Athanas* Leach, 1814 (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from Iran*. *Zootaxa*, **2372**: 53–60.
- Antunes, S.L. & Oshiro, L.M.Y. 2004. Aspectos reprodutivos do camarão de água doce *Macrobrachium potiuna* (Muller) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) na Serra do Piloto, Mangaratiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **21**(2): 261–266.
- Banner, A.H. & Banner, D.M. 1960. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean. Part V. The Indo-Pacific members of the genus *Athanas*. *Pacific Science*, **14**, 129–155.
- Banner, A.H. & Banner, D.M. 1983. An annotated checklist of the alpheid shrimp from the western Indian Ocean. *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, **158**: 1–164.
- Banner, D.M. & Banner, A.H. 1973. The alpheid shrimp of Australia. Part I. The lower genera. *Records of the Australian Museum*, **28**:291–382.
- Banner, D.M. & A.H. Banner. 1978. Annotated checklist of alpheid and ogyridid shrimp from the Philippine Archipelago and the South China Sea. *Micronesica*, **14**: 215–257.
- Barbieri, E., Coa, F. & Rezende, K.F.O. 2016. The exotic species *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) occurrence in Cananeaia, Iguape and Ilha Comprida Lagoon Estuary Complex. *Boletim do Instituto de Pesca*, **42**: 479–485.
- Barros, M.P. & Fontoura, N.F. 1996. Crescimento de *Potimirim glabra* (Kingsley 1878) (Crustacea, Decapoda, Atyidae) na Praia da Vigia, Garopaba, Santa Catarina, Brasil. *Nauplius*, **4**: 11–28.
- Bauer, R. T. 1989. Decapod crustacean grooming: functional morphology, adaptative value, and phylogenetic significance. In: Felgenhauer, B. E., Watling, L. & Thistle, A. B.(ed), Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea. *Crustaceans Issues*, **6**: 49–73.

- Bauer, R. T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. *Invertebrate Reproduction and Development*, **22**(1–3): 193–202.
- Bauer, R. T. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the Carideans. Norman, OK: University of Oklahoma Press.
- Bentes, B.; J.M. Martinelli; L.S. Souza; D.V. Cavalcante; M.C. Almeida & V.J. Isaac. 2011. Spatial distribution of the Amazon River Shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in two perennial creeks of an estuary on the northern coast of Brazil (Guajará Bay, Belém, Pará). *Brazilian Journal of Biology*, **71** (4): 925–935.
- Berglund, A. 1981. Sex dimorphism and skewed sex ratios in the prawn species *Palaemon adspersus* and *P. squilla*. *Oikos*, **36**:158–162.
- Bezerra, L.E.A & Oliveira, A.O. 2005. Primeiro registro da espécie Indo-Pacífica *Charybdis hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867) (Crustacea: Decapoda: Portunidae) para o litoral do estado do Ceará, Brasil. *Tropical Oceanography*, **33**(1):33–38.
- Bond, G. & Buckup, L. 1982. O ciclo reprodutor de *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) e *M. potiuna* (Müller, 1880) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) e suas relações com a temperatura. *Revista Brasileira de Biologia*, **42**(3):473–483.
- Botelho, E.R.O., Santos, M.C.F. & Souza, J.R.B. 2001. Aspectos populacionais do Guaiamum, *Cardisoma guanhumi* Latreille, 1825, do estuário do Rio Una (pernambuco-Brasil). *Boletim Técnico Científico CEPENE*, **9**(1):123–146.
- Chace, F.A. 1988. The caridean shrimps (Crustacea:Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, part 5: family Alpheidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **466**:1–99.
- Conover, M.R. & Miller, D.E. 1978. The importance of the large chela in the territorial and pairing behaviour of the snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis*. *Marine Behaviour and Physiology*, **5**, 185–192.
- Constantz, D.G. 1975. Behavioral ecology of mating in the male gila topminnow, *Poeciliopsis occidentalis* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Ecology*, **56**: 966–973.
- 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 and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, **34**:593–603.
- Costa-Souza, A.C., Souza, J.R.B., Araújo, M. S. L. C., Almeida, A. O. 2017. Population Structure of the Shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea:Alpheidae) in a Tropical Estuarine Tidal Mudflat. *Thalassas*, **34**(1):1–11.
- Dawes, B. 1934. A study of normal and regenerative growth in pistol shrimp, *Alpheus dentipes* (Guérin). *Wilhelm Roux' Arch Entwicklungsmech*, **131**: 543–574.
- Díaz, H. & Conde, J.E. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of marine science*, **45**(1): 148–163.
- Fernández-Muñoz, R., Garcia-Raso, J.E. 1987. Study of a population of *Alpheus dentipes* Guerin, 1832 from calcareous bottoms in the southern Spain. *Investigaciones Pesqueras*, **51**:343–359.
- Fisher, R.A. 1958. The Genetical Theory of Natural Selection. New York: Dover.
- Fransozo, A., Rodrigues, F.D., Freire, F.A.M. & Costa, R.C. 2004. Reproductive biology of the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda: Caridae: Palaemonidae) in the Botucatu region, São Paulo, Brazil. *Nauplius*, **12**(2):119–126.
- Galvão, R. & Bueno, S.L.S. 2000. Population structure and reproductive biology of the Camacuto shrimp, *Atya scabra* (Leach, 1815) (Decapoda, Caridea, Atyidae), from São Sebastião, Brazil. *Crustacean Issues*, **12**: 291–299.
- Gherardi, F. & Calloni, C. 1993. Protandous Hermaphroditism in the Tropical Shrimp *Athanas indicus* (Decapoda: Caridea), a Symbiont of Sea Urchins. *Journal of Crustacean Biology*, **13**(4):675–689.
- 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 euprosyne euprosyne* De Man, 1897. *Invertebrate reproduction and development*, **54**(4): 195–202.
- Hartnoll, R.G. 1974. Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda Brachyura). *Crustaceana*, **27**(2):131–136.
- Hartnoll, R.G. 1978. The determination of relative growth in crustacean. *Crustaceana*, **34**(3):281–293.

- Hartnoll, R.G. 1982. Growth. In: Abele LG, Bliss DE, editors. The biology of crustacean, Vol2: embryology, morphology and genetics. New York (NY): Academic Press, 111–196 p.
- Hartnoll, R.G. 1985. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Wenner AM, editor. Crustacean: factors in adult growth. A.A. Balkema: Rotterdam; p. 101–128.
- Heino, M., & Kaitala, V. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *Journal of Evolutionary Biology*, **12**: 423–429.
- Herrera, D.R., Davanzo, T.M & Costa, R.C. 2018. Relative growth and morphological sexual maturity of the caridean shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in an upwelling region in the Western Atlantic*. *Invertebrate Reproduction & Development*, **62**(1):56-62.
- Herrick, F.H. 1911. Natural history of American lobster. *Bull US Fish*, **29**:149–408.
- Kemp, S. 1915. The fauna of the Chilka Lake, Crustacea, Decapoda. Mem. Ind. Mus. 5: 199-326, pls. 12, 13.
- Knowlton, N. 1980. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair bonding snapping shrimp. *Evolution*, **34**:161–173.
- Lima, F.J., Da Cruz, M.C.M. & Silva, L.M.A. 2015. Reproductive biology of *Macrobrachium surinamicum* (Decapoda: Palaemonidae) in the Amazon River mouth. *Acta Amazonica*, **45**(3): 299–306.
- Lira, C. & Vera-Caripe, J. 2016. Alien marine decapod crustaceans in the Caribbean: a review with first record of *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Caridea;Alpheidae). *Acta Biologica Venezuelica*, **36**(1):1–17.
- Mariappan, P., Balasundaram, C & Schmitz, B. 2000. Decapod crustacean chelipeds: an overview. *Journal of Biosciences*, **25**:301–313.
- Mathews, L.M. 2002. 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*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51**:426–432.
- Maynard Smith, J., & Price, G.R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, **246**: 15–18.
- Morton, B. 1988. Partnerships in the sea: Hong Kong's marine symbioses. Hong Kong University Press, Hong Kong, 140 pp.
- Mossolin, E.C. & Bueno, S.L.S. 2002. Reproductive biology of *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae) in São Sebastião, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, **22**(2):367–376.

- 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.
- Negreiros-Fransozo, M.L., Colpo, K.D. & Costa, T.M. 2003. Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Rathbun, 1900) (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. *Journal of Crustacean Biology*, **23**(2):273–279.
- Pachelle, P.P.G., Mendes, C.B. & Anker, A. 2011. The Indo-West Pacific alpheid shrimp *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894: first record for Brazil and the Western Atlantic. *Nauplius*, **19**(1):89–96.
- Pescinelli, R.A., Carosia, M.F., Pantaleão, J.A.F., Simões, S.M. & Costa, R. C. 2016. Population biology and size at the onset of sexual maturity of the amphidromous prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) in an urban river in southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, **60**(4):254–262.
- Pescinelli, R. A., Davanso, T. M. & Costa, R. C. 2017. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea:Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **97**(7):1519–1526.
- Pescinelli, R.A., Almeida, A.O. & Costa, R.C. 2018. Population structure, relative growth and morphological sexual maturity of the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *Marine Biology Research*, **14**(6):610–620.
- Ra'anan, Z. & Sagi, A. 1985. Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). *The Biological Bulletin*, **169**(3):592–601.
- Rahman, N., Dunham, D. W. & Govind, C. 2003. Social monogamy in the big clawed snapping shrimp *Alpheus heterochaelis*. *Ethology*, **109**:457–473.
- Rasband, W.S. 2006. ImageJ: image processing and analysis in Java. *Bethesda, MD: National Institutes of Health, Research Services Branch Bethesda, MD*.
- Rodrigues, F.M.A., Lomônaco, C. & Christoffersen, M.L. 2009. Habitat Partition and Variations of Size and Symmetry of three Sympatric Species of *Alpheus* (Decapoda: Caridea) along na Intertidal Gradient in the Southwestern Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, **29**(3):334–342.
- Sakai, Ann K.; Allendorf, Fred W.; HOLT, Jodie. S.; LODGE, David M.; MOLOFSKY, Jane; WITH, Kimberly A.; BAUGHMAN, Syndallas; CABIN, Robert J.; COHEN,

- Joel E.; Ellstrand, Norman C.; McCAULEY, David E.; O'NEIL, Pamela; Parker, Ingrid M.; THOMPSON, John N.; WELLER, Stephen G. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v.32, p.305-332.
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg FJ, Vernberg WB, editors. Environmental adaptations. The biology of Crustacea. Volume 8. New York: Academic Press; p. 179–270.
- Soledade, G.O., Santos, P.S., Araújo, M.S.L.C., Mantelatto, F.L. & Almeida, A.O. 2018. Heterosexual pairing in three *Alpheus* (Crustacea: Alpheidae) snapping shrimps from Northeastern Brazil. *Vie et Milie, Life and Environment*, **68**(2–3):109–117.
- Tavares, M. & Mendonça Jr, J.B. 2004. Introdução de Crustáceos Exóticos no Brasil: Uma roleta ecológica. In Água de lastro e Bioinvasão. *Interciência*, p.59–76.
- Tavares, M. & Rossener, E. 2019. Occurrence of the eastern Atlantic, Mediterranean, and Black Sea swimming crab *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Carcinidae) in the Western Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, doi: 10.1093/jcbiol/ruz001.
- Terossi, M. & Mantelatto, F.L. 2010. Sexual ratio, reproductive period and seasonal variation of the gonochoric shrimp *Hippolyte obliquimanus* (Caridea: Hippolytidae). *Marine Biology Research*, **6**:213–219.
- Vazzoler, A.E.A.M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: Teorias e Prática. 1ª edição. Eduem, Maringá. 169 p.
- Vázquez, M.G., BAS, C.C. & Spivak, E.D. 2012. Life history traits of the invasive estuarine shrimp *Palaemon macrodactylus* (Caridea: Palaemonidae) in a marine environment (Mar del Plata, Argentina). *Scientia Marina*, **76**(3): 507–516.
- Wenner, A.M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. *The American Naturalist*, **106**(949):321–350.
- Young, R.E., Perarce, J. & Govin, C.K. 1994. Establishment and maintenance of claw bilateral asymmetry in snapping shrimps. *Journal of Experimental Zoology*, **269**:319–326.

2.2 ARTIGO 2 - PRODUÇÃO DE EMBRIÕES DO CAMARÃO EXÓTICO *ATHANAS DIMORPHUS* (CARIDEA:ALPHEIDAE) DA COSTA DE PERNAMBUCO, NORDESTE DO BRASIL

RESUMO

Originária dos oceanos Índico e Pacífico oeste, *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 foi recentemente registrada para o Atlântico Ocidental. Este estudo fornece pela primeira vez dados sobre a biologia reprodutiva da espécie. Foram investigados aspectos como a fecundidade, o volume dos embriões e o incremento total dos mesmos ao longo do desenvolvimento e se há relação entre o tamanho das fêmeas e o número de embriões produzido. Fêmeas ovígeras foram coletadas mensalmente na região entremarés da Praia do Paraíso, Pernambuco, entre abril de 2017 e março de 2018. Um total de 362 fêmeas ovígeras foi obtido: 324 portando embriões em estágio inicial (I), cinco com embriões em estágio intermediário (II) e 33 com embriões em estágio final (III) de desenvolvimento. O comprimento da carapaça das fêmeas, o número e o volume dos embriões foram mensurados e correlacionados. A fecundidade média em estágio I foi $63,2 \pm 39,1$ com o número de embriões decrescendo de forma significativa entre os estágios I e III. O volume médio dos embriões aumentou significativamente entre os estágios I e III, apresentando um incremento total de 35%. A fecundidade e o tamanho das fêmeas foram positivamente correlacionados, com o aumento proporcional no número de embriões de acordo com o aumento de tamanho das fêmeas. Nossos resultados mostram que *A. dimorphus* apresenta uma população reprodutivamente ativa na localidade estudada e estudos futuros são necessários para estudos comparativos com populações ao longo de toda distribuição da espécie, além de fornecer dados biológicos importantes para futuras ações de monitoramento deste camarão na costa brasileira.

Palavras-chave: crustacea, desenvolvimento embrionário, espécies exóticas, reprodução.

INTRODUÇÃO

Uma vasta diversidade de organismos exóticos tem sido introduzida nas águas brasileiras (Tavares & Mendonça, 2004), sendo na maioria dos casos por meio da água de lastro dos navios e/ou bioincrustação relacionado ao tráfego marítimo (Tavares & Mendonça, 1996). O

estabelecimento de espécies exóticas é um dos fatores mais importantes que perturbam a biodiversidade nativa em ecossistemas aquáticos (Sala *et al.*, 2000). No entanto, do grande número de organismos introduzidos apenas uma pequena parcela obtém sucesso em se estabelecer na nova localidade. No geral, este sucesso é decorrente da plasticidade ecológica, da história de vida e fisiologia do organismo (Geburzi & Mccarthy, 2018).

Os crustáceos são um dos grupos mais bem sucedidos em invasões no ambiente marinho (Galil *et al.*, 2011) por apresentarem traços que os caracterizam como bons invasores, tais como onivoria, comportamento de agregação e alto potencial reprodutivo (van der Velde *et al.*, 2000). Colonização por espécies que apresentam alto potencial reprodutivo pode aumentar a possibilidade de uma população se estabelecer em uma nova localidade (Lodge, 1993; Williamson & Fitter, 1996; Morton, 1997; Sakai *et al.*, 2001).

Período reprodutivo, fecundidade e produção de embriões são importantes aspectos estudados em crustáceos que podem ser empregados para estimar o potencial reprodutivo das populações (Hattori & Pinheiro, 2003), que além de peculiares de cada espécie (Sastry, 1983) são cruciais para compreender a estratégia reprodutiva adotada por cada espécie (Corey & Reid, 1991; Anger & Moreira, 1998).

Os camarões da família Alpheidae geralmente não são reportados como exóticos (Almeida *et al.*, 2012). No entanto, antes nunca reportado para o Atlântico Sul, o gênero *Athanas* Leach, 1814 engloba 34 espécies de camarões originalmente distribuídas no Pacífico Indo-oeste (Mar Vermelho à África do Sul, Austrália, Polinésia Francesa e Japão), Atlântico leste (sul da Noruega e Irlanda ao sudeste Africano, incluindo os Mares Mediterrâneo e Negro) (Anker & Jeng, 2007; Anker *et al.*, 2010). *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 é um camarão marinho de pequeno porte (não ultrapassando 10 mm de comprimento total) que habita planícies recifais rasas (até 100 m), sob rochas ou cavidades de corais (Banner & Banner, 1973; Chace, 1988).

Originalmente restrita ao Indo-Pacífico (leste Africano, Tailândia, Nova Caledônia) (Chace, 1988), a espécie expandiu sua distribuição apresentando registros para o Atlântico oeste, destes, três sendo no Brasil: Ceará (Pachelle *et al.*, 2011), São Paulo (Almeida *et al.*, 2012) e Pernambuco (Almeida *et al.*, 2015) e um na costa da Venezuela (Lira & Vera-Caripe, 2016). Caracterizada como exótica para esta porção do Atlântico sugere-se que os principais meios de introdução da espécie sejam via água de lastro ou bioincrustação nos cascos dos navios, uma vez que todos os registros se deram em áreas portuárias ou de intenso tráfego marítimo (Pachelle *et al.*, 2011; Almeida *et al.*, 2012; Almeida *et al.*, 2015). *Athanas dimorphus* é relatado como o primeiro representante do gênero introduzido na costa brasileira

e Atlântico ocidental, além de apresentar o potencial invasivo subestimado (Pachelle *et al.*, 2011).

No Brasil, a espécie aparentemente obteve sucesso em estabelecer populações viáveis (devido à presença de juvenis e fêmeas ovígeras em alguns dos registros prévios). Por tratar-se de uma espécie exótica que tem apresentado uma crescente distribuição ao longo da costa brasileira (Pachelle *et al.*, 2011; Almeida *et al.*, 2012; 2015), o presente estudo objetivou investigar a produção de embriões de *A. dimorphus* testando as hipóteses que: 1) há variação significativa no número de embriões ao longo dos estágios de desenvolvimento; 2) há um aumento no volume dos embriões ao longo do desenvolvimento; 3) há uma correlação entre o número de embriões produzidos e o tamanho das fêmeas.

MATERIAL E MÉTODOS

Fêmeas ovígeras foram coletadas de abril de 2017 a março de 2018 na planície entremarés da Praia do Paraíso, município do Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco. Os espécimes foram obtidos por busca ativa através do levantamento de rochas dispersas escolhidas aleatoriamente na porção emersa do entremarés e no fundo de poças de marés (cerca de 0,5 m de profundidade) e lavadas em bandeja de plástico por quatro coletores durante duas horas. Os indivíduos ali retidos eram postos em tubos contendo água do ambiente com uso de pinça ou pipeta de Pasteur. Estas fêmeas eram acondicionadas em caixa térmica contendo gelo para serem levadas ao laboratório.

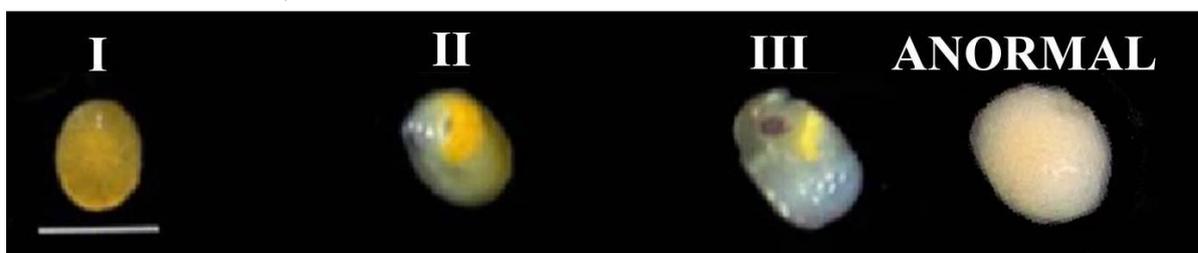
Os espécimes foram mantidos congelados até a análise. Quando descongelados à temperatura ambiente, a massa de embriões de cada fêmea ovígera foi cuidadosamente retirada dos pleópodos em placa de Petri com uso de agulha histológica e pinças. Os embriões e fêmeas foram fotografados em estereomicroscópio com sistema de captura de imagem. Os embriões foram classificados quanto ao seu desenvolvimento de acordo com Wehrtmann (1990): estágio I: embriões recentemente produzidos, vitelo uniforme, olhos pigmentados não visíveis; estágio II: olhos pigmentados parcialmente visíveis; estágio III: olhos pigmentados perceptíveis (Fig.1). Ao final, os espécimes foram conservados em álcool 70%. As fotografias foram utilizadas para contagem dos embriões e obtenção do comprimento da carapaça (CC) e dos diâmetros maior e menor dos embriões. O CC foi medido desde a órbita ocular até a margem posterior da carapaça. Todas as medições foram realizadas no programa ImageJ 1.45 s (Rasband, 2006).

Foi estimada a fecundidade média, além do cálculo do volume médio dos embriões e do incremento total dos mesmos. A fecundidade média, isto é, o número de embriões liberados por uma fêmea durante um único período de desova ou período específico de sua história de vida (Negreiros-Fransozo *et al.*, 1992; Ramírez-Llodra, 2002) foi mensurada apenas em fêmeas portando embriões em estágio I, a fim de não embutir subestimações geradas pela possível perda de embriões nos estágios subsequentes (Balasundaram & Pandian, 1982). Quinze embriões de cada fêmea foram selecionados randomicamente e medidos para o cálculo do volume médio conforme a fórmula: [volume = $(\pi/6) \times (d1)^2 \times d2$, sendo d1 = diâmetro maior em mm e d2 = diâmetro menor em mm] (Bauer, 1991). Para o cálculo do volume médio dos embriões nos estágios II e III de desenvolvimento foi considerada a totalidade destes devido ao seu baixo número de ocorrência em comparação ao estágio I.

Durante a triagem foram observadas fêmeas ovígeras apresentando massa de embriões com aspecto diferenciado, de coloração esbranquiçada, frágeis (facilmente rompidos quando removidos do corpo da fêmea) e sem evidência aparente de embrião se desenvolvendo (Figura 1). Sendo assim, eles não foram classificados de acordo com o critério de desenvolvimento embrionário utilizado e foram descartados das análises de fecundidade.

A análise da correlação entre a fecundidade e o CC foi realizada por meio do coeficiente de correlação de Spearman. Os dados foram verificados quanto à normalidade e procedimentos não-paramétricos foram adotados. Os testes de Kruskal Wallis e Mann-Whitney *a posteriori* foram aplicados sob o nível de significância de 95% para verificar se houve diferença significativa entre a fecundidade e os volumes médios dos embriões carregados pelas fêmeas entre os três estágios de desenvolvimento. Todos os procedimentos estatísticos foram realizados no programa PAST (PAleontological STatistics 2.16).

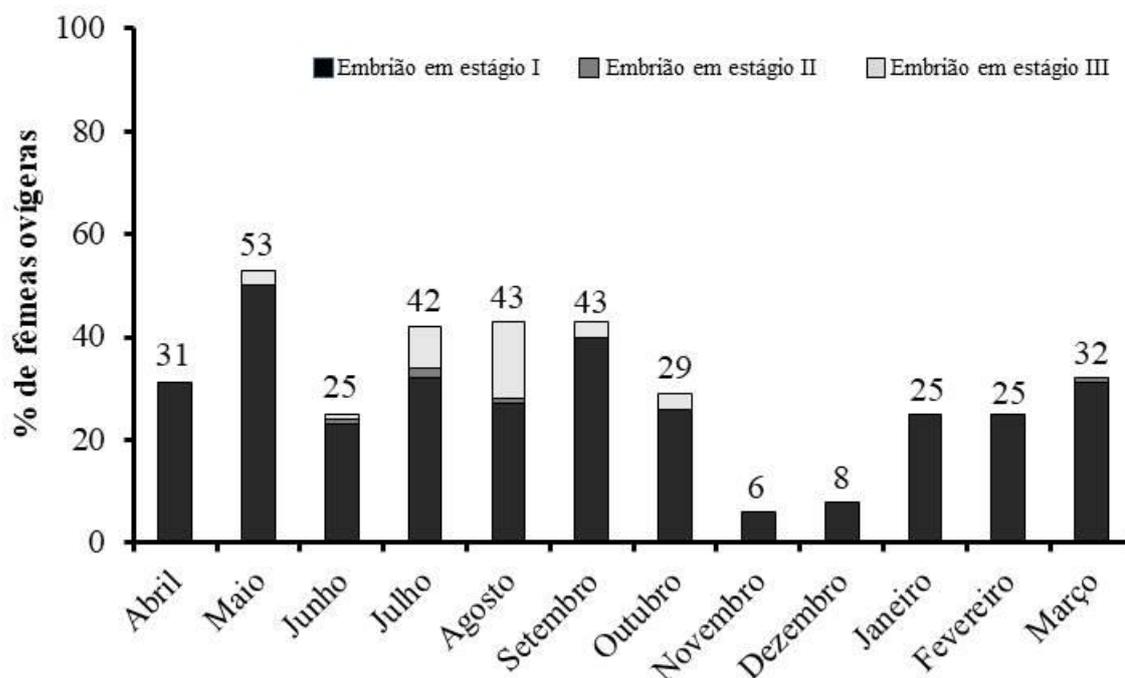
Figura 1. *Athanas dimorphus*, Ortmann, 1894. Embriões nos estágios I, II e III de desenvolvimento e embrião anormal de fêmeas ovígeras obtidas entre abril de 2017 e março de 2018 na Praia do Paraíso, Pernambuco, Brasil. Barra de escala = 0,5 mm.



RESULTADOS

Foi obtido um total de 554 fêmeas ovígeras. Destas, 354 carregavam embriões em estágio I, cinco em estágio II, 33 em estágio III de desenvolvimento embrionário, 161 embriões anormais e uma portando embriões em fase de eclosão de zoés. No entanto, das 554 fêmeas ovígeras obtidas foram somente analisadas 362 por apresentarem embriões em melhor estado para as análises (324 com embriões em estágio I e todas dos estágios subsequentes de desenvolvimento). O CC variou de 2,21 mm a 5,08 mm ($CC = 3,30 \pm 0,57$ mm). Fêmeas ovígeras ocorreram ao longo de todos os meses de amostragem (Figura 2).

Figura 2. *Athanas dimorphus*, Ortmann, 1894. Porcentagem de fêmeas carregando embriões nos três estágios de desenvolvimento coletadas entre abril de 2017 e março de 2018. Número acima das colunas representa o total de fêmeas ovígeras obtidas no respectivo mês.



A fecundidade média foi de $57,2 \pm 41,2$, variando de 11 a 202 embriões. O número de embriões variou de forma significativa entre os estágios (Kruskal-Wallis; $P = 3,31^{-15}$). A quantidade de embriões foi menor nos estágios II e III. No entanto, estes foram em média mais volumosos do que os observados em estágio I (Kruskal-Wallis; $P = 8,04^{-62}$).

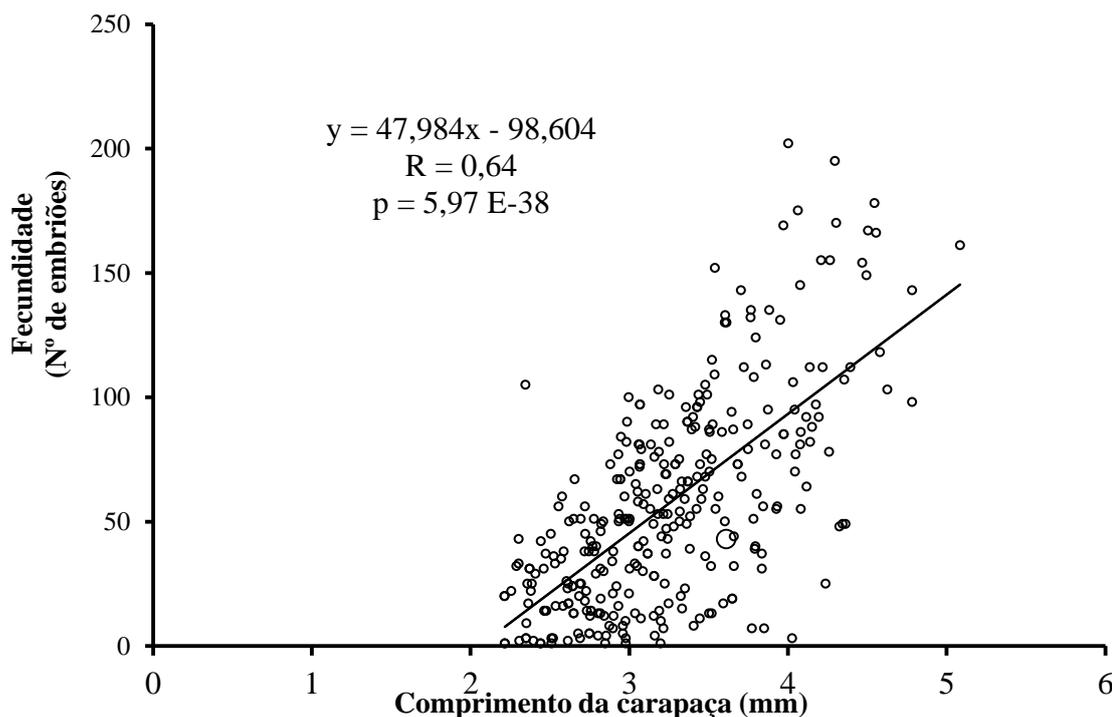
O volume médio dos embriões aumentou significativamente de $0,063 \pm 0,015 \text{ mm}^3$ (estágio I) a $0,097 \pm 0,017 \text{ mm}^3$ (estágio III), demonstrando acréscimo de volume durante o período de desenvolvimento embrionário. O percentual de incremento entre os dois primeiros estágios foi de 30%, sendo 35% o incremento total observado no estágio III (Tabela 1).

Tabela 1. *Athanas dimorphus*, Ortmann, 1894. Fecundidade média, volume médio dos embriões (mm³) e percentual de incremento total entre os três estágios de desenvolvimento embrionário obtido entre abril de 2017 e março de 2018 na Praia do Paraíso, Pernambuco, Brasil.

Estágio	Fecundidade		Volume (mm ³)	Incremento(%)
	N (Número de indivíduos)	Média ± DP	Média ± DP	
I	324	63,2 ± 39,1	0,063 ± 0,01	30% (I-II)
II	5	30,6 ± 49,7	0,082 ± 0,02	18% (II-III)
III	33	6,6 ± 5,6	0,097 ± 0,02	35% (I-III)

A fecundidade foi positivamente correlacionada com o CC das fêmeas (Correlação de Spearman, $R_s = +0,64$; $P = 5,97^{-38}$), ou seja, o número de embriões é maior em fêmeas com maior tamanho corporal (Figura 3).

Figura 3. *Athanas dimorphus*, Ortmann, 1894. Correlação entre o comprimento da carapaça (mm) e a fecundidade de fêmeas portando embriões em estágio I de desenvolvimento coletadas entre abril de 2017 e março de 2018 na Praia do Paraíso, Pernambuco, Brasil.



DISCUSSÃO

A presença de fêmeas ovígeras observada em todos os meses do estudo indica reprodução contínua e segundo Bauer (1989), a reprodução contínua ao longo do ano é uma tendência em espécies de crustáceos de baixas latitudes. Isto pode ser explicado pelo fato de em regiões

tropicais haver uma maior disponibilidade de recursos alimentares, uma vez que há pouca variação na temperatura e fotoperíodo, possibilitando aos crustáceos investir em atividades reprodutivas constantemente (Sastry, 1983).

Diferenças no número de embriões entre os estágios iniciais e finais de desenvolvimento embrionário podem ser consequência da perda de embriões, principalmente em espécies que apresentam a característica de incubar sua prole (Corey & Reid, 1991), típico de camarões carídeos (Wehrtmann & Lardies, 1999). Esta perda pode estar relacionada a fatores físicos e biológicos como parasitas, stress, aumento do volume do embrião durante o período de incubação e também à limitação de espaço na cavidade abdominal (Balasundaram & Pandian, 1982; Corey & Reid, 1991; Kuris, 1991; Oh & Hartnoll, 1999; Bauer, 2004).

O potencial reprodutivo dos crustáceos pode ser influenciado por fatores como o tamanho dos embriões, diferenças no tamanho das fêmeas e por adaptações ao habitat (Boddeke, 1982; Mantelatto & Fransozo, 1997). A fecundidade média de *Athanas dimorphus* foi maior que a da espécie *Salmonesus carvachoi* Anker, 2007 (14 a 67 embriões) de tamanho similar ($3,78 \pm 0,26$ mm) (Oliveira *et al.*, 2018), no entanto, foi menor quando comparada com a espécie cogenérica *Athanas kominatoensis* Kubo, 1942 do Japão (26 a 294 embriões) (Nakashima, 1987). A baixa fecundidade de *A. dimorphus* quando comparada com outros gêneros como *Alpheus*, *Synalpheus* e *Betaeus* (Corey & Reid, 1991; Rebolledo *et al.*, 2014; Soledade *et al.*, 2017) é provavelmente devido ao menor tamanho corporal que limita o espaço da cavidade cefálica para acomodar os oocitos em maturação e abdominal para a massa de embriões (Bauer, 1991; Corey & Reid, 2001). Por outro lado, algumas espécies do gênero *Synalpheus* apresentam fecundidade menor à encontrada para *A. dimorphus*, mesmo apresentando tamanho corporal superior [e.g., *S. agelas* (16 a 65 embriões), *S. brooksi* Nobili, 1901 (3 a 11 embriões) e *S. pectiniger* Coutière, 1907 (4 a 17 embriões)] (Corey & Reid, 2001). Isto é muito provavelmente atribuído ao fato destas espécies serem simbiontes de esponjas, apresentando desenvolvimento embrionário abreviado ou direto. Nesse tipo de estratégia é natural a produção de embriões pouco numerosos e de grande tamanho (Duffy, 1996; Wehrtmann & Albornoz, 2002).

O tamanho dos embriões é uma importante característica na história de vida das espécies, tendo importantes consequências na taxa de desenvolvimento e no tamanho das larvas ou jovens (Negreiros-Fransozo *et al.*, 1992). Este incremento no volume dos embriões, bem relatado em carídeos (Corey & Reid, 1991; Mossolin *et al.*, 2006; Pavanelli *et al.*, 2008,2010) é possivelmente resultado da entrada de água devido à permeabilidade da membrana (Wehrtmann & Graeve, 1998; Lardies & Wehrtmann, 2001), o que facilita a

ruptura da mesma durante o processo de eclosão das larvas (Wear, 1974; Lardies & Wehrtmann, 1996; 1997). Em carídeos há uma aparente relação inversa entre fecundidade e volume de embriões (Corey & Reid, 1991; Lardies & Wehrtmann, 1997, 2001; Harikrishnan *et al.*, 2010), com as espécies podendo investir em poucos embriões, mas volumosos ou em um número maior de embriões com menor volume (Lardies & Wehrtmann, 1997, 2001; Pavanelli *et al.*, 2008, 2010) *Athanas dimorphus* parece produzir embriões mais volumosos que numerosos apesar de seu pequeno tamanho.

Algumas fêmeas ovígeras de *A. dimorphus* carregavam apenas embriões aparentemente anormais, podendo ser resultante de parasitismo, exaustão reprodutiva, imaturidade ovariana ou ajustamento adaptativo ao ambiente (Sastry, 1983; Fernández-Muñoz & García-Raso, 1987; Jensen, 2006; Wassick *et al.*, 2017). Este tipo de embrião também foi observado em outros alfeídeos como *Synalpheus apioceros* Coutière, 1909 (Felder, 1982) e *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984 (Costa-Souza *et al.*, 2014).

A correlação positiva entre o tamanho das fêmeas e a fecundidade observada aqui para *A. dimorphus* está de acordo com o esperado em camarões carídeos. Esta correlação foi também encontrada em outros gêneros da infraordem, incluindo o palaemonídeo *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Sanz, 1987), camarões do gênero *Macrobrachium* (ver Ching & Velez, 1985; Anger & Moreira 1998; Bertini & Baeza, 2014), e entre os camarões alfeídeos dos gêneros *Alpheus* (ver Fernández-Muñoz & García-Raso, 1987; Pavanelli *et al.*, 2008, 2010; Harikrishnan *et al.*, 2010; Costa-Souza *et al.*, 2014; Pescinelli *et al.*, 2017) e *Synalpheus* (ver Rebolledo *et al.*, 2014), reafirmando que o tamanho corporal das fêmeas também é um fator que influencia a produção de embriões (Corey & Reid, 1991; Bauer, 2004).

Athanas dimorphus caracteriza-se por ser uma espécie exótica que vem obtendo sucesso reprodutivo em mais uma localidade do Atlântico ocidental, visto sua reprodução contínua ao longo do ano, com embriões viáveis e fêmeas ovígeras atuantes. Esta questão desperta para o fato do aparente potencial invasor e dispersivo da espécie. Pressão de propágulos é um fator determinante para o sucesso de invasões (Simberloff, 2009). Estudos propõem que a água de lastro dos navios seja a principal responsável pela introdução. Larvas planctônicas são mais propensas a serem arrastadas pela água de lastro do que organismos adultos habitantes do bentos e a baixa probabilidade de arrastar adultos pode possibilitar a dispersão larval (Ashelby *et al.*, 2013). *Athanas dimorphus* aparenta se enquadrar na categoria de invasor, no entanto, um conhecimento mais aprofundado se faz necessário.

O presente estudo provê o primeiro conhecimento acerca da produção de embriões da espécie. Nossos dados evidenciam que este camarão apresenta população reprodutivamente

ativa na localidade estudada. Este estudo provê subsídio para estudos comparativos com populações ao longo de toda distribuição da espécie, além de fornecer dados biológicos importantes para futuras ações de monitoramento deste camarão na costa brasileira.

REFERÊNCIAS

- Almeida, A.O; Simões, S.M.; Costa, R.C. & Mantelatto, F.L. 2012. Alien shrimps in evidence: new records of the genus *Athanas* Leach, 1814 on the coast of São Paulo, southern Brazil (Caridea: Alpheidae). *Helgoland Marine Research*, **66**(4): 557–565.
- Almeida, A.O., Costa-Souza, A.C., Soledade, G.O. & Santos, P.S. 2015. Conquering new territories in the “new world”: the alien shrimp *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Decapoda: Alpheidae) on the coast of Pernambuco, northeastern Brazil. *Nauplius*, **23**(2):120-124.
- Anger, K. & Moreira G.S. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology*, **18**: 823–838.
- Anker, A., Ahyong S.T., Noel 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. & Jeng, M.S. 2007. Establishment of a new genus for *Arete borradailei* Coutière, 1903 and *Athanas verrucosus* Banner and Banner, 1960, with redefinitions of *Arete* Stimpson, 1860 and *Athanas* Leach, 1814 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). *Zoological Studies*, **46**:454–472.
- Anker, A., Naderloo R., & Marin I., 2010. On a new species of the shrimp genus *Athanas* Leach, 1814 (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from Iran*. *Zootaxa*, **2372**: 53–60.
- Ashelby, C.W., De Grave, S. & Jhonson, M. 2013. The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda: Palaemonidae): a interrogation of records and a synthesis of data. *Crustaceana*, **86**:594–624.
- Balasundaram, C. & Pandian T.J. 1982. Egg loss during incubation in *Macrobrachium nobilii*. *Journal of Experimental Marine Biology*, **59**: 289–299.
- Banner, D.M. & Banner, A.H. 1973. The alpheid shrimps of Australia, part I: the lower genera. *Records of the Australian Museum*, **9**:267–389.
- Bauer, R.T. 1989. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **127**:175–87.

- Bauer, R. T. 1991. Analysis of embryo production in a caridean shrimp guild from a tropical seagrass meadow, pp. 181-191. In, A. Wenner and A. Kuris (eds.), *Crustacean Egg Production*. A. A. Balkema Press, Rotterdam.
- Bauer, R.T. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the Carideans. Norman, OK: University of Oklahoma Press.
- Bertini, G. & Baeza A. 2014. Fecundity and fertility in a freshwater population of the neotropical amphidromous shrimp *Macrobrachium acanthurus* from the southeastern Atlantic. *Invertebrate Reproduction and Development*, **58**:207–217.
- Bhuti, G.S., S. Shenoy & K.N. Sankolli, 1977. Laboratory reared Alpheidae larvae of the genera *Automate*, *Athanas* and *Synalpheus* (Crustacea:Decapoda: Alpheidae). *Sci. cont. India*, No. **42**:588-600.
- Boddeke, R. 1982. The occurrence of winter and summer eggs in the Brown shrimp (*Crangon crangon*) and pattern of recruitment. *Netherlands Journal of Sea Research*, **16**: 151–162.
- Chace Jr., F.A. 1988. The Caridean Shrimps (Crustacea:Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907–1910, Part 5: Family Alpheidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **466**:1–99.
- Ching, CA & Velez, M.J. 1985. Mating, incubation and embryo number in the freshwater prawn *Macrobrachium heterochir* Us (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae) under laboratory conditions. *Crustaceana*, **49**:42–48.
- Corey, S. & Reid, D.M. 1991. Comparative fecundity of decapods crustaceans. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimps. *Crustaceana*, **60**:271–294.
- 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*, **34**: 593–603.
- Duff, J.E. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature*, **381**:512–514.
- Felder, D.L. 1982. Reproduction of the snapping shrimps *Synalpheus fritzmuelleri* and *S. apioceros* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) on a sublittoral reef off Texas. *Journal of Crustacean Biology*, **2**:535–543.
- Fernández-Muñoz, R., & J. E. García-Raso. 1987. Study of a population of *Alpheus dentipes* Guerin, 1832 from calcareous bottoms in the southern Spain. *Investigaciones Pesqueras*, **51** (Suppl. 1): 343–359.
- Galil, B.S., Clark, P.F. & Carlton, J.T. 2011. In the wrong place – alien marine crustaceans: distribution, biology and impacts. *Invading Nature*, Springer Series in Invasion

- Ecology 6. Springer Science Frankfurt, 716 p.
- Geburzi, J.C. & McCarthy, M.L. 2018. How Do They Do It? – Understanding the Success of Marine Invasive Species. In: Jungblut S., Liebich V., Bode M. (eds) *Youmares 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from each other*. Springer, DOI:https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2_8.
- Gollasch, S. 1999. The Asian decapod *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) (Grapsidae, Decapoda) introduced in European Waters: status quo and future perspective. *Helgoland Marine Research*, **52**:359–366.
- Ghory, F. S. & Kazmi, Q. B. 2009. Larval developmental stages of *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Crustacea, Caridea, Alpheidae) in laboratory from Pakistan. *Pakistan Journal of Marine Sciences*, **18**: 3–42.
- Hattori, G.Y. & Pinheiro, M.A.A. 2003. Fertilidade do caranguejo de mangue *Ucides cordatus* (Linnaeus) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae), em Iguape (São Paulo). *Revista Brasileira de Zoologia*, **20**: 309–313.
- 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 euprosyne euprosyne* De Man, 1987. *Invertebrate Reproductive and Development*, **54**: 195–202.
- Jensen, G.C. 2006. Three new species of *Lebbeus* (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae) from the Northeastern Pacific. *Zootaxa*, **43**:23–43.
- Kuris, A.M. 1991. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality. In: F.R Schram (ed.), *Crustacean Egg Production, Crustacean Issues 7*, pp. 117–141. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Lardies, M. & I. S. Wehrtmann. 1996. Aspects of the reproductive biology of *Petrolisthes laevigatus* (Guérin, 1835) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). I. Reproductive output and chemical composition of eggs during embryonic development. *Archive of Fishery and Marine Research*, **43**: 121–135.
- Lardies, M. & I. S. Wehrtmann. 1997. Egg production in *Betaeus emarginatus* (H. Milne-Edwards, 1837) (Decapoda: Alpheidae): fecundity, reproductive output and chemical composition of eggs. *Ophelia*, **46**(2):165–174.
- Lardies, M. & I. S. Wehrtmann. 2001. Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast. *Ophelia*, **55**(1): 55–67.
- Lira, C. & Vera-Caripe, J. 2016. Alien marine decapod crustaceans in the Caribbean: A

- review with first record of *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Caridea: Alpheidae). *Acta Biologica Venezuelica*, **36**(1):1–17.
- Lodge, D.M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**:133–137, [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90025-K](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90025-K).
- Mantelatto, F.L.M. & Fransozo, A. 1997. Fecundity of the crab *Callinectes ornatos* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brasil. *Crustaceana*, **70**:214–226.
- Morton, B. 1997. The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review. In: D'Itri F (ed), *Zebra Mussels and Aquatic Nuisance Species*. Ann Arbor Press, Chelsea, Michigan, pp. 1–53.
- 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.
- Nakashima, Y. 1987. Reproductive strategies in a partially protandous shrimp, *Athanas kominatoensis* (Decapoda: Alpheidae): sex change as the best of a bad situation for subordinates. *Journal of Ethology*, **5**:145–159.
- Negreiros-Fransozo, M.L.; Fransozo, A.; Mantelatto, F.L.M.; Nakagaki, J.M. & Spilborghs, M.C.F. 1992. Fecundity of *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in Ubatuba (SP) Brazil. *Revista brasileira de Biologia*, **52**: 547–553.
- Oh, C.W. & Hartnoll, R.G. 1999. Size at sexual maturity, reproduction output and seasonal reproduction of *Philocheras trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of man. *Journal of Crustacean Biology*, **19**:252–259.
- Oliveira, M.V.; Costa-Souza, A.C.; Mariano, R. & Almeida, A. O. 2018. Fecundity, embryo size and embryo loss in the estuarine shrimp *Salmoneus carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Alpheidae) from a tidal mudflat in northeastern Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **58**(e 20185845): 1–7.
- Pachelle, P.P.G.; Mendes, C.B. & Anker, A. 2011. The Indo-West Pacific alpheid shrimp *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894: first record for Brazil and the Western Atlantic. *Nauplius*, **19**(1):89–96.
- 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**:3, 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., Davanso, T.M & Costa, R.C. 2017. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **97**(7):1519–1526.
- Ramírez-Lodra, E. 2002. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. *Advances in Marine Biology*, **43**:87–170.
- Rasband, W.S. 2006. ImageJ: image processing and analysis in Java. *Bethesda, MD: National Institutes of Health, Research Services Branch Bethesda, MD*.
- Rebolledo, A.P., Wehrtmann, 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, Panama. *ZooKeys*, **457**:227–238.
- Relini, M., Orsi, L., Puccio, V. & Azzuro, E. 2000. The exotic crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Decapoda, Grapsidae) in the Central Mediterranean*. *Scientia Marina*, **64**(3):337–340.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C & McCauley, D.E. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**:305–332, <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>.
- Sala, O.E., Chapin, F.S. III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. and Wall, D.H. 2000: Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**:1770–74.
- Sanz, A. 1987. Biología de *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Natantia: Palaemonidae) em las costas del Mediterráneo Occidental. *Investigación Pesquera*, **51**:177–187.
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In Vernberg F.J. and Vernberg W.B. (eds) *The biology of Crustacea: environmental adaptations*, Volume 8. New York, NY: Academic Press 179–270.
- Simberloff, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **40**:81–102.
- 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**(2):151–158.
- Tavares, M. & Mendonça Jr., J.B. 1996. *Charybdis hellerii* (A. Milne Edwards, 1867) (Brachyura: Portunidae), eighth nonindigenous marine decapod recorded from Brazil. *Crust. Res.***25**:151–157.
- Tavares, M. & Mendonça Jr., J.B. 2004. Introdução de Crustáceos Exóticos no Brasil: Uma roleta ecológica. In Água de lastro e Bioinvasão. *Interciência*, p.59–76.
- Tavares, M. & Rossener, E. 2019. Occurrence of the eastern Atlantic, Mediterranean, and Black Sea swimming crab *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Carcinidae) in the Western Atlantic. *Journal of Crustacean Biology*, ruz001, <https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruz001>.
- van der Velde, G., Rajagopal, S., Kelleher, B. Muskó, I.B., Vaate, A.B. de. 2000. Ecological impact of crustacean invaders: general considerations and examples from the Rhine River. *Crustacean Issues*, **12**:3–34.
- Wassick, A., Hughes, M., Baeza, A., Fowler, A. & Wilber, D. 2017. Spacing and movement in the green porcelain crab *Petrolisthes armatus*: evidence for male competition and mate guarding. *Marine and freshwater Behaviour and Physiology*, **50**:165–177, <https://doi.org/10.1080/10236244.2017.1347020>.
- Wear, R.G. 1974. Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **54**:745–762.
- Wehrtmann, I.S., & Albornoz, L. 2002. 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*, **140**:605–612.
- Wehrtmann, I.S., & Graeve, M. 1998. Lipid composition and utilization in developing eggs of two tropical marine caridean shrimp (Decapoda:Caridea:Alpheidae: Palaemonidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, **121**:457–463.
- Wehrtmann, I.S. & Lardies, M. 1999. Egg production of *Austropandalus grayi* (Decapoda, Caridea, Pandalidae) from the Magellan region, South America. *Scientia Marina*, **63**:325–331.
- Williamson, M. & Fitter, A. 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, **77**:1661–1666, <https://doi.org/10.2307/2265769>.

3 CONCLUSÃO

Conhecimento biológico referente à dinâmica populacional e produção de embriões do camarão exótico *Athanas dimorphus* para uma localidade do Atlântico ocidental foi gerado pela primeira vez. O atual estudo provê informações inéditas sobre a existência de dois morfotipos de machos com relação à morfologia do primeiro par de quelípodos, dados referentes ao dimorfismo sexual, período reprodutivo, recrutamento, razão sexual, crescimento relativo e maturidade sexual morfológica. Os dados evidenciam que este camarão apresenta população reprodutivamente ativa na localidade estudada, tendo em vista que apresenta grande abundância de fêmeas ovígeras e juvenis ao longo do ano, no entanto, estudos futuros devem visar o entendimento de aspectos comportamentais e ecológicos que permitam inclusive averiguar possíveis impactos causados pela espécie à fauna nativa e prover ações de monitoramento.

REFERÊNCIAS

ALMEIDA, Alexandre Oliveira; SIMÕES, Sabrina Morilhas; COSTA, Rogério Caetano; MANTELATTO, Fernando Luis. Alien shimps in evidence: new records of the genus *Athanas* Leach, 181 on the coast of São Paulo, Southern Brazil (Caridea:Alpheidae). **Helgoland Marine Research**, v. 66, n. 4, p. 557-565, 2012.

ALMEIDA, Alexandre Oliveira; 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, n. 2, p. 120-124, 2015.

ALMEIDA, Ariádine Cristine; FRANSOZO, Vivian; TEIXEIRA, Gustavo Monteiro; FURLAN, Michele; HIROKI, Kátia Aparecida Nunes; FRANSOZO, Adilson. Population structure and reproductive period of whitebelly prawn *Nematopalaemon schmitti* (Holthuis 1950) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) on the southeastern coast of Brazil. **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 55, n. 1, p. 30-39; 2011.

ANGER, Klaus; MOREIRA, Glória S. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. **Journal of Crustacean Biology**, v. 18, p. 823-838, 1998.

ANKER, Arthur; JENG, Ming-Shiou; CHAN, Tin-Yam. Two unusual new species of Alpheidae (Crustacea, Decapoda), associated with upogebiid mudshimps in Taiwan and Vietnam. **Journal of Crustacean Biology**, v. 21, n. 4, p. 1049-1061, 2001.

ANKER, Arthur. Alpheid shrimps from the mangroves and mudflats os Singapore. Part.1. Genera *Salmoneus*, *Athanas* and *Potamalpheops*, with the description of two new species (Crustacea: Decapoda: Caridea). **The Raffles Bulletin of Zoology**, v. 51, n. 2, p. 283-314, 2003.

ANKER, Arthur, AHYONG Shane T.; NOEL, Pierre Y.; PALMER, A. 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, 2006.

ANKER, Arthur; AHYONG, Shane. T. Description of the two new species of the shrimp genus *Athanas* Leach, 1814 (Decapoda:Alpheidae) from Australia and West Africa, with remarks on *A. amazone* Holthuis, 1951. **Zootaxa**, v. 1563, p. 17-30, 2007.

ANKER, Arhur; JENG, Ming-Shiou. Establishment of a new genus for *Arete borraidailei* Coutière, 1903 and *Athanas verrucosus* Banner and Banner, 1960, with redefinitions of *Arete* Stimpson, 1860 and *Athanas* Leach, 1814 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). **Zoological Studies**, v. 46, p. 454-472, 2007.

ANKER, Arthur; MARIN, Ivan. *Athanas anadactylus*, n.sp., a new alpheid shrimp associated with crinoids in the tropical western Pacific (Crustacea: Decapoda). **Zoological Studies**, v. 46, p. 162-167, 2007.

ANKER, Arthur; NADERLOO, Reza; MARIN, Ivan. On a new species of the shrimp genus *Athanas* Leach, 1814 (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from Iran*. **Zootaxa**, v. 2372, p. 53-60, 2010.

ANTUNES, Luciana dos Santos; OSHIRO, Lídia Miyako Yoshii. Aspectos reprodutivos do camarão de água doce *Macrobrachium potiuna* (Muller) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) na Serra do Piloto, Mangaratiba, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 2, p. 261-266, 2004.

ARAGÃO, José Oribe Rocha. Fundamentos de meteorologia e relação oceano-atmosfera. Recife: **Secretaria de Recursos Hídricos de Pernambuco**, 2000.

ASHELBY, Christopher W.; DE GRAVE, Sammy; JOHNSON, Magnus L. The global invader *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Palaemonidae) : an interrogation of records and a synthesis of data. **Crustaceana**, v. 86, p. 594-624, 2013.

ASHTON, Gail V.; WILLIS, Kate J.; COOK, Elizabeth J.; BURROWS, Michael. Distribution of the introduced amphipod, *Caprella mutica* Schurin, 1935 (Amphipoda:Caprellida:Caprellidae) on the west coast of Scotland and a review of its global distribution. **Hydrobiologia**, v. 590, p. 31-41, 2007.

AZEVEDO, David dos Santos; SILVA, Juliane V. Carneiro de Lima da.; CASTIGLIONI, Daniela da Silva. Population Biology of *Uca maracoani* in a Tropical Mangrove. **Thalassas**, v. 33, n. 1, p. 1-13, 2017.

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

BANNER, Albert H. ; BANNER, Dora M. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean. Part V. The Indo-Pacific members of the genus *Athanas*. **Pacific Science**, v. 14, p. 129-155, 1960.

BANNER, Albert H.; BANNER, Dora M. An annotated checklist of the alpheid shrimp from the western Indian Ocean. **Travaux et Documents de l'ORSTOM**, v. 158, p. 1-164, 1983.

BANNER, Dora M.; BANNER, Albert H. The alpheid shrimp of Australia. Part I. The lower genera. **Records of the Australian Museum**, v. 28, p. 291-382, 1973.

BANNER, Dora M. ; BANNER Albert H. Annotated checklist of alpheid and ogyridid shrimp from the Philippine Archipelago and the South China Sea. **Micronesica**, v. 14, 215-257, 1978.

BARBIERI, Edison; COA, Francine; REZENDE, Karina Fernandes Oliveira. The exotic species *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) occurrence in Cananeia, Iguape and Ilha Comprida lagoon estuary complex. **Boletim do Instituto de Pesca**, São Paulo, v. 42, n. 2, p. 479-485, 2016.

BARBIERI, Edison; MENDONÇA, Jocemar Tomasino; PAES, Eduardo Tavares. Ocorrência de espécies exóticas na comunidade do Jairé no rio Ribeira de Iguape. **Estudos de Biologia**, v. 29, n. 67/69, p. 269-276, 2007.

BARROS, Marcelo Pereira; FONTOURA, Nelson Ferreira. Crescimento de *Potimirim glabra* (Kingsley 1878) (Crustacea, Decapoda, Atyidae) na Praia da Vigia, Garopaba, Santa Catarina, Brasil. **Nauplius**, v. 4, p. 11-28, 1996.

BAUER, Raymond T. Decapod crustacean grooming: functional morphology, adaptative value, and phylogenetic significance. *In*: Felgenhauer, B. E., Watling, L. & Thistle, A. B.(ed), *Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea. Crustaceans Issues*, v. 6, p. 49-73, 1989.

BAUER, Raymond T. **Analysis of embryo production in a caridean shrimp guild from a tropical seagrass meadow, Crustacean Egg Production**, Rotterdam: Balkema Press, 1991. p. 181-191.

BAUER, Raymond T. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 22, n. 1-3, p. 193-202, 1992.

BAUER, Raymond T. **Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the Carideans**. Norman, OK: University of Oklahoma Press, 2004.

BEDÊ, Luciane. M.; OSHIRO, Lídia M. Y.; MENDES, Luziane M. D.; SILVA, Alessandra A. Comparação da estrutura populacional das espécies de *Uca* (Crustacea:Decapoda:Ocypodidae) no Manguezal de Itacuruçá, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 25, n. 4, p. 601-607, 2008.

BENTES, Bianca; MARTINELLI, J.M.; SOUZA, Leiliane Silva; CAVALCANTE, Danielle V.; ALMEIDA Morgana C. ; ISAAC, Victoria J. 2011. Spatial distribution of the Amazon River Shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in two perennial creeks of an estuary on the northern coast of Brazil (Guajará Bay, Belém, Pará). **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 4, p. 925-935.

BERGLUND, Anders. Sex dimorphism and skewed sex ratios in the prawn species *Palaemon adspersus* and *P. squilla*. **Oikos**, v. 36, p. 158-162, 1981.

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

BEZERRA, Luís Ernesto Arruda; OLIVEIRA, Alexandre Oliveira. Primeiro registro da espécie Indo-Pacífica *Charybdis hellerii* (A. Milne-Edwards, 1867) (Crustacea: Decapoda: Portunidae) para o litoral do estado do Ceará, Brasil. **Tropical Oceanography**, v. 33, n. 1, p. 33-38, 2005.

BHUTI, G.S.; SHENOY, S.; SANKOLLI, K.N. Laboratory reared Alpheidae larvae of the genera *Automate*, *Athanas* and *Synalpheus* (Crustacea:Decapoda: Alpheidae). **Sci. cont. India**, v. 42, p. 588-600, 1977.

BODDEKE, R. The occurrence of winter and summer eggs in the Brown shrimp (*Crangon crangon*) and pattern of recruitment. **Netherlands Journal of Sea Research**, v. 16, p. 151-162, 1982.

BOND, Georgina ; BUCKUP, Ludwig. O ciclo reprodutor de *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) e *M. potiuna* (Müller, 1880) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) e suas relações com a temperatura. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 42, n. 3, p. 473-483, 1982.

BOTELHO, Emanuel Roberto de Oliveira; SANTOS, Maria do Carmo Ferrão.; SOUZA, José Roberto Botelho. Aspectos populacionais do Guaiamum, *Cardisoma guanhumi* Latreille, 1825, do estuário do Rio Una (Pernambuco-Brasil). **Boletim Técnico Científico CEPENE**, v. 9, n. 1, p. 123-146, 2001.

CAMPOS, Néstor H.; TURKAY, Michael. On a record of *Charybdis hellerii* from the Caribbeans coast of Colombia. **Senckenbergiana marítima**, v. 20, n. 3/4, p. 119-123, 1989.

CARLTON, James T. **Introduced invertebrates of San Francisco Bay**. In: Conomos TJ (ed) San Francisco Bay: the urbanized estuary. American Association for the Advancement of Science, Pacific Division, San Francisco 427-444 p, 1979.

CARNEY, Katharine J.; MINTON, Mark S.; HOLZER, Kimberly K.; MILLER, A. Whitman.; McCANN, Linda D.; RUIZ, Gregory M. Evaluating the combined effects of ballast water management and trade dynamics on transfers of marine organisms by ships. **Plos One**, v. 12, n. 3:e0172468, 2017.

CASTIGLIONI, Daniela da Silva; NEGREIROS-FRANSOZO, Maria Lúcia; MORTARI, Rafael Campanelli. Biologia Populacional do caranguejo violinist *Uca rapax* (Smith, 1870) (Crustacea:Ocypodoidea), proveniente de uma área de manguezal degradado em Paraty, RJ, Brasil. **Atlântica**, v. 28, n. 2, p. 73-86, 2006.

CHACE, Fenner A. The caridean shrimps (Crustacea:Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, part 5: family Alpheidae. **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 466, p. 1-99, 1988.

CHING, Carlos A.; VELEZ, Manuel J. Mating, incubation and embryo number in the freshwater prawn *Macrobrachium heterochir* Us (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae) under laboratory conditions. **Crustaceana**, v. 49, p. 42-48, 1985.

CONOVER, Michael R. ; MILLER, Don E. The importance of the large chela in the territorial and pairing behaviour of the snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis*. **Marine Behaviour and Physiology**, v. 5, p. 185-192, 1978.

CONSTANTZ, George D. Behavioral ecology of mating in the male gila topminow, *Poeciliopsis occidentalis* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). **Ecology**, v. 56, p. 966-973, 1975.

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

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-SOUZA, Ana Carla; SOUZA, José Roberto Botelho; ARAÚJO, Marina de Sá Leitão Câmara de Araújo, ALMEIDA, Alexandre Oliveira. Population Structure of the Shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea:Alpheidae) in a Tropical Estuarine Tidal Mudflat. **Thalassas**, v. 34, n. 1, p. 1-11, 2017.

COSTA-SOUZA, Ana Carla; ROCHA, Sérgio Schwarz; BEZERRA, Luís Ernesto Arruda; ALMEIDA, Alexandre Oliveira. 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, 2014.

DAWES, B. A study of normal and regenerative growth in pistol shrimp, *Alpheus dentipes* (Guérin). **Wilhelm Roux' Arch Entwicklungsmech**, v. 131, p. 543-574, 1934.

DEVIN, Simon; PISCART, Christophe; BEISEL, Jean-Nicolas; MORETEAU, Jean-Claude. Life History Traits of the Invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. **International Review of Hydrobiology**, v. 89, n. 1, p. 21-34, 2004.

DÍAZ, Humberto; CONDE, Jesús Eloy. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. **Bulletin of marine science**, v. 45, n. 1, p. 148-163, 1989.

DUFF, J. Emmett. Eusociality in a coral-reef shrimp. **Nature**, v. 381, p. 512-514, 1996.

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

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

FISHER, Ronald Aylmer. **The Genetical Theory of Natural Selection**. 2. ed. New York: Dover, 1958. 310 p.

FRANSOZO, Adilson; RODRIGUES, F.D., FREIRE, Fúlvio A.M.; COSTA, Rogério Caetano. Reproductive biology of the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda: Caridae: Palaemonidae) in the Botucatu region, São Paulo, Brazil. **Nauplius**, v. 12, n. 2, p. 119-126, 2004.

FREIRE, Julliany Lemos; MARQUES, Cleide Barbosa; SILVA, Bianca Bentes. Estrutura populacional e biologia reprodutiva do camarão-da-Amazônia *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda: Palaemonidae) em um estuário da região nordeste do Pará, Brasil. **Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology**, v. 16, n. 2, p. 65-76, 2012.

GALIL, Bella S.; CLARK, Paul F.; CARLTON, James T. 2011. **In the wrong place – alien marine crustaceans: distribution, biology and impacts**. Frankfurt: Springer, 2011. 716 p.

GALIL, Bella; LEWINSOHN, C. Macrobenthic communities of the Eastern Mediterranean Continental Shelf. **Marine Ecology**, v. 2, n. 4, p. 343-352, 1981.

GALVÃO, Renata; BUENO, Sérgio Luis de Siqueira. Population structure and reproductive biology of the Camacuto shrimp, *Atya scabra* (Leach, 1815) (Decapoda, Caridea, Atyidae), from São Sebastião, Brazil. **Crustacean Issues**, v. 12, p. 291-299, 2000.

GEBURZI, Jonas C.; MCCARTHY, Morgan L. How Do They Do It? – Understanding the

Sucesso f Marine Invasive Species. In: Jungblut S., Liebich V., Bode M. (eds) *Youmares 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from each other*. Springer, DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2_8, 2018.

GHERARDI, Francesca; CALLONI, C. Protandous Hermaphroditism in the Tropical Shrimp *Athanas indicus* (Decapoda: Caridea), a Symbiont of Sea Urchins. **Journal of Crustacean Biology**, v. 13, n. 4, p. 675-689, 1993.

GHORY, Farhana. S.; KAZMI, Quddusi B. Larval developmental stages of *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Crustacea, Caridea, Alpheidae) in laboratory from Pakistan. **Pakistan Journal of Marine Scienses**, v. 18, p. 3-42, 2009.

GOLLASCH, Stephan. The Asian decapod *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) (Grapsidae, Decapoda) introduced in European Waters: status quo and future perspective. **Helgoland Marine Research**, v. 52, p. 359-366, 1999.

HARIKRISHNAN, M.; UNNIKRISHNAN, U.; MAJU, Smija M.; GREESHMA, A.R.Reena; KURUP, B.Madhusoodana. Size at sexual maturity, egg number and reproductive output of the snapping shrimp *Alpheus euphrosyne euphrosyne* De Man, 1897. **Invertebrate reproduction and development**, v. 54, n. 4, p. 195-202, 2010.

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

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

HARTNOLL, Richard G. Growth. **The biology of crustacean: embryology, morphology and genetics**, v.2. New York: Academic Press, 1982. 111-196 p.

HARTNOLL, Richard G. 1985. **Growth, sexual maturity and reproductive output in Crustacean: factors in adult growth**. Rotterdam: A.A. Balkema, 1985. 101-128 p.

HATTORI, Gustavo Yomar; PINHEIRO, Marcelo Antônio Amaro. Fertilidade do caranguejo de mangue *Ucides cordatus* (Linnaeus) (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae), em Iguape (São Paulo). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, p. 309-313, 2003.

HEINO, Mikko; KAITALA, Veijo. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 12, p. 423-429, 1999.

HERRERA, Daphine Ramiro; DAVANSO, Thiago Maia; COSTA, Rogério Costa. Relative growth and morphological sexual maturity of the caridean shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in an upwelling region in the Western Atlantic*. **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 62, n. 1, p. 56-62, 2018.

HERRICK, F.H. Natural history of American lobster. **Bull US Fish**, v. 29, p. 149-408, 1911.

JENSEN, Gregory C. Three new species of *Lebbeus* (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae) from the Northeastern Pacific. **Zootaxa**, v. 43, p. 23-43, 2006.

JONES, M. B.; SIMONS, M. J. Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab *Helice grassa* (Grapsidae). **Bulletin of Marine Science**, v. 33, n. 3, p. 656-670, 1983.

KEMP, S. The Fauna of the Chilka Lake, Crustacea, Decapoda. **Memoirs of the Indian Museum**, v. 31, n. 3, p. 199-326, 1915.

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

KURIS, A.M. **A review of patterns and causes of crustacean brood mortality**. Rotterdam: A. A. Balkema, 1991. 117-141 p.

LARDIES, Marco; WEHRTMANN Ingo. S. Aspects of the reproductive biology of *Petrolisthes laevigatus* (Guérin, 1835) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). I. Reproductive output and chemical composition of eggs during embryonic development. **Archive of Fishery and Marine Research**, v. 43, p. 121-135, 1996.

LARDIES, Marco; WEHRTMANN Ingo S. Egg production in *Betaeus emarginatus* (H. Milne-Edwards, 1837) (Decapoda: Alpheidae): fecundity, reproductive output and chemical composition off eggs. **Ophelia**, v. 46, n. 2, p. 165-174, 1997.

LARDIES, Marco; WEHRTMANN Ingo S.. 2001. Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast. **Ophelia**, v. 55, n. 1, p. 55-67, 2001.

LIMA, Jo de Farias; DA CRUZ, Mayara Cristina Moura; SILVA, Luis M.A. Reproductive biology of *Macrobrachium surinamicum* (Decapoda: Palaemonidae) in the Amazon River mouth. **Acta Amazonica**, v. 45, n. 3, p. 299-306, 2015.

LIRA, Carlos; VERA-CARIPE, Jonathan A. Alien marine decapod crustaceans in the Caribbean: a review with first record of *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894 (Caridea;Alpheidae). **Acta Biologica Venezuelica**, v. 36, n. 1, p. 1-17, 2016.

LODGE, David M. Biological invasions: lessons for ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v.8, p.133-137, [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90025-K](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90025-K), 1993.

LITULO, Carlos. Population biology of the fiddler crab *Uca annulipes* (Brachyura:Ocypodidae) in a tropical East African Mangrove (Mozambique). **Estuarine coastal and shelf science**, v. 62, p. 283-290, 2005.

MACK, Richard. N.; SIMBERLOFF, Daniel; MARK LONSDALE, W.; EVANS Harry; CLOUT Michael; BAZZAZ, Fakhri A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. **Ecological Applications**, v. 10, n. 3, p. 689-710, 2000.

MANTELATTO, Fernando Luis Medina; FRANSOZO, Adilson. Fecundity of the crab *Callinectes ornatos* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brasil. **Crustaceana**, v. 70, p. 214-226, 1997.

MANTELATTO, Fernando Luis; GARCIA, Renata Biagi. Biological aspects of the nonindigenous portunid crab *Charybdis hellerii* in the western tropical South Atlantic. **Bulletin of Marine Science**, v. 68, n. 3, p. 469-477, 2001.

MARCHAND, J.; CODLING, I.; DRAKE, P.; ELLIOTT, Michael; PIHL, L.; REBELO, J. **Environmental quality in estuaries**. In: Elliott M, Henderson PA, editors. Fishes in estuaries. Oxford, Blackwell, 2002. 322-409 p.

MARIAPPAN, Pitchaimuthu; BALASUNDARAM, Chellam; SCHMITZ, Barbara. Decapod crustacean chelipeds: an overview. **Journal of Biosciences**, v. 25, p. 301-313, 2000.

MARTÍNEZ-MAYÉN, Mario; ROMERO-RODRÍGUEZ, Jesús. Population structure and reproduction of the longtail grass shrimp *Urocaris longicaudata* (Decapoda, Caridea, Pontoninae) in Laguna de Términos, SW Gulf Mexico. **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 62, n. 1, p. 10-18, 2018.

MATHEWS, Lauren M. 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*)? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 51, p. 426-432, 2002.

MAYNARD Smith, J.; PRICE, George Robert. The logic of animal conflict. **Nature**, v. 246, p. 15-18, 1973.

Ministério do Meio Ambiente. **Água de lastro**. Disponível em: www.mma.gov.br/biodiversidade/agua-de-lastro/contexto.html Acesso em: 12 set. 2018.

MORTON, Brian. **Partnerships in the sea: Hong Kong's marine symbioses**. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1988. 140 p.

MORTON, Brian. **The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review**. Chelsea, Michigan: Ann Arbor Press, 1997, 1-53 p.

MOSSOLIN, Emerson Contreira; BUENO, Sérgio Luis de Siqueira. Reproductive biology of *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae) in São Sebastião, Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 22, n.2, p. 367-376, 2002.

MOSSOLIN, Emerson Contreira; SHIMIZU, Roberto Munehisa; BUENO, Sérgio Luis de Siqueira. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, Southeastern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 26, p. 48-54, 2006.

NAKASHIMA, Yasuhiro. Reproductive strategies in a partially protandous shrimp, *Athanas kominatoensis* (Decapoda: Alpheidae): sex change as the best of a bad situation for subordinates. **Journal of Ethology**, v. 5, n. 145-159, 1987.

NASCIMENTO, Marcos Antonio Leite; SOUZA, Zorano Sérgio de. 2005. Granito do Cabo de Santo Agostinho, PE – Único granito conhecido de idade cretácea do Brasil. **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília, abr.2005. v. 2, p. 515. Disponível em: <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio111/sitio111.pdf> Acesso em: 12 set. 2018.

NEGREIROS-FRANSOZO, Maria Lúcia; COLPO, Karine Delevati; COSTA, Tania Márcia. Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Rathbun, 1900) (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove. **Journal of Crustacean Biology**, v. 23, n. 2, p. 273-279, 2003.

NEGREIROS-FRANSOZO, Maria Lúcia; FRANSOZO, Adilson; MANTELATTO, Fernando Luis Medina; NAKAGAKI, Jelly Makoto; SPILBORGHS, M.C.F. Fecundity of *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in Ubatuba (SP) Brazil. **Revista brasileira de Biologia**, v. 52, p. 547-553, 1992.

NIIMI, Arthur J. Environmental and economic factors can increase the risk of exotic species introductions to the arctic region through increased ballast water discharge. **Environmental Management**, v. 33, p. 712-718, 2004.

ODUM, Eugene P. **Ecologia**. 1. ed. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988. 434 p.

OH, Chul-Woong; HARTNOLL, Richard G. Size at sexual maturity, reproduction output and seasonal reproduction of *Philocheas trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of man. **Journal of Crustacean Biology**, v. 19, p. 252-259, 1999.

OLIVEIRA, Mário Vitor; COSTA-SOUZA, Ana Carla; MARIANO, Rodolfo; ALMEIDA, Alexandre Oliveira. 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**, v. 58, n.(e 20185845), p. 1-7, 2018.

PACHELLE, Paulo. P.G.; MENDES, Cecili B.; ANKER, Arthur. The Indo-West Pacific alpheid shrimp *Athanas dimorphus* Ortmann, 1894: first record for Brazil and the Western Atlantic. **Nauplius**, v. 19, n. 1, p. 89-96, 2011.

PAVANELLI, Caio A.M.; MOSSOLIN, Emerson Contreira; MANTELATTO, Fernando Luis. 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, 2008.

PAVANELLI, Caio A.M.; MOSSOLIN, Emerson Contreira; MANTELATTO, Fernando Luis. 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, 2010.

PESCINELLI, Régis Augusto; ALMEIDA, Alexandre Oliveira; COSTA, Rogério Caetano. Population structure, relative growth and morphological sexual maturity of the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. **Marine Biology Research**, v. 14, n. 6, p. 610-620, 2018.

PESCINELLI, Régis Augusto; CAROSIA, Mariana Fronja; PANTALEÃO, João A. F.; SIMÕES, Sabrina Morilhas; COSTA, Rogério Caetano. Population biology and size at the onset of sexual maturity of the amphidromous prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) in an urban river in southeastern Brazil. **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 60, n. 4, p. 254-262, 2016.

PESCINELLI, Régis Augusto; DAVANSO, Thiago Maia; COSTA, Rogério Caetano. 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**, v. 97, n. 7, p. 1519-1526, 2017.

POCKL, Manfred. Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. **Freshwater Biology** v. 52, p. 50-63, 2007.

Prefeitura do Cabo de Santo Agostinho. **Praia do Paraíso-Riquezas do Cabo de Santo Agostinho**. Disponível em: <https://www.cabo.pe.gov.br/2013/01/01/praiado-paraíso-riquezas-do-cabo-de-santo-agostinho/> Acesso em: 12 set. 2018.

RA'ANAN, Ziva; SAGI, Amir. Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). **The Biological Bulletin**, v. 169, n. 3, p. 592-601, 1985.

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

RAMÍREZ-LODRA, Eva. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates. **Advances in Marine Biology**, v. 43, p. 87-170, 2002.

RASBAND, Wayne S. ImageJ: image processing and analysis in Java. *Bethesda, MD: National Institutes of Health, Research Services Branch Bethesda*, 2006.

REBOLLEDO, Adriana P.; WEHRTMANN, Ingo S.; FELDER, Darryl L; MANTELATTO, Fernando Luis. Embryo production in the sponge-dwelling snapping shrimp *Synalpheus apioceros* (Decapoda, Alpheidae) from Bocas del Toro, Panama. **ZooKeys**, v. 457, p. 227-238, 2014.

RELINI, Marco; ORSI, Lídia; PUCCIO, Valentina; AZZURO, Ernesto. The exotic crab *Percnon gibbesi* (H. Milne Edwards, 1853) (Decapoda, Grapsidae) in the Central Mediterranean*. **Scientia Marina**, v.64, n. 3, p.337-340, 2000.

RICKLEFS, Robert E. **A Economia da Natureza**. 6. ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2010. 572 p.

RODRIGUES, Fabíola Mariade Alencar; LOMÔNACO, Cecília; CHRISTOFFERSEN, Martin Lindsey. Habitat Partition and Variations of Size and Symmetry of three Sympatric Species of *Alpheus* (Decapoda: Caridea) along na Intertidal Gradient in the Southwestern Atlantic. **Journal of Crustacean Biology**, v. 29, n.3, p. 334-342, 2009.

RODRÍGUEZ, Gilberto; SUÁREZ, Héctor. Anthropogenic dispersal of decapod crustaceans in aquatic environments. **Interciência**, v. 26, p. 282-288, 2001.

SAKAI, Ann K.; ALLENDORF, Fred W.; HOLT, Jodie. S.; LODGE, David M.; MOLOFSKY, Jane; WITH, Kimberly A.; BAUGHMAN, Syndallas; CABIN, Robert J.; COHEN, Joel E.; ELLSTRAND, Norman C.; McCAULEY, David E.; O'NEIL, Pamela;

PARKER, Ingrid M.; THOMPSON, John N.; WELLER, Stephen G. The population biology of invasive species. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 32, p. 305-332, 2001.

SALA, Osvaldo E.; CHAPIN, F. Stuart; III; ARMESTO, Juan J.; BERLOW, Eric; BLOOMFIELD, Janine; DIRZO, Rodolfo; HUBER-SANWALD, Elisabeth; HUENNEKE, Laura F.; JACKSON, Robert B.; KINZIG, Ann; LEEMANS, Rik; LODGE, David M.; MOONEY, Harold A.; OESTERHELD, Martín.; POFF, N. Leroy; SYKES, Martin T.; WALKER, Brian H.; WALKER, Marilyn; WALL, Diana H: Global biodiversity scenarios for the year 2100. **Science**, v. 287, p. 1770-74, 2000.

SANTOS, S.; NEGREIROS-FRANSOZO, Maria Lúcia; FRANSOZO, Adilson. Morphometric relationships and maturation in *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 55, n. 4, p. 545-553, 1995.

SANZ, A. Biología de *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Natantia: Palaemonidae) em las costas del Mediterráneo Occidental. **Investigación Pesquera**, v. 51, p. 177-187, 1987.

SASTRY, A.N. **Ecological aspects of reproduction**. Environmental adaptations: The biology of Crustacea, v. 8. New York: Academic Press, 1983. 179-270 p.

SIMBERLOFF, Daniel. The role of propagule pressure in biological invasions. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 40, p. 81-102, 2009.

SIMBERLOFF, Daniel. **Invasive species**. In: S. S. NAVJOT & P. R. EHRLICH (Eds.), Conservation biology for all. Edição. Oxford: Oxford University Press, 2010. 131-152 p.

SOLEDADE, Guidomar Oliveira; SANTOS, Patricia Souza; ARAÚJO, Marina de Sá Leitão Câmara, MANTELATTO, Fernando Luis; ALMEIDA, Alexandre Oliveira. Heterosexual pairing in three *Alpheus* (Crustacea: Alpheidae) snapping shrimps from Northeastern Brazil. **Vie et Milie, Life and Environment**, v. 68, n. 2-3, p. 109-117, 2018.

SOLEDADE, Guidomar Oliveira; SANTOS, Patricia Souza; PESCHINELLI, Régis Augusto; COSTA, Rogério Caetano; ALMEIDA, Alexandre Oliveira. Embryo Production of Two Sympatric Snapping Shrimps of the Genus *Alpheus* (Caridea: Alpheidae) from Northeastern Brazil: a Comparative Approach. **Thalassas**, v. 33, n. 2, p. 151-158, 2017.

TAVARES, Marcos; MENDONÇA-JÚNIOR, Joel Braga. *Charybdis hellerii* (A. Milne Edwards, 1867) (Brachyura: Portunidae), eighth nonindigenous marine decapod recorded from Brazil. **Crustacea Research**, v. 25, p. 151-157, 1996.

TAVARES, Marcos; MENDONÇA-JUNIOR, Joel Braga. Introdução de crustáceos decápodes exóticos no Brasil: uma roleta ecológica. In: Água de lastro e bioinvasão. **Interciência**, p. 59-76, 2004.

TAVARES, Marcos; ROSSENER, Eduardo. Occurrence of the eastern Atlantic, Mediterranean, and Black Sea swimming crab *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Carcinidae) in the Western Atlantic. **Journal of Crustacean Biology**, doi: 10.1093/jcblol/ruz001, 2019.

TEROSSI, Mariana; MANTELATTO, Fernando Luis. 2010. Sexual ratio, reproductive period and seasonal variation of the gonochoric shrimp *Hippolyte obliquimanus* (Caridea: Hippolytidae). **Marine Biology Research**, v. 6, p. 213-219.

TORRES, Filipe Tamiozzo Pereira; MACHADO, Pedro José de Oliveira. **Introdução à Climatologia**. 1. ed. São Paulo: Cengage Learning, 2011. 280 p.

TUCK, Ian D.; CHAPMAN, C. J.; ATKINSON, R. James A. Population biology of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) in the Firth of Clyde, Scotland – I: Growth and density. **ICES Journal of Marine Science**, v. 54, n. 1, p.125-135, 1997.

VAN DER VELDE, Gerard; RAJAGOPAL, Sanjeevi; KELLEHER, B.; MUSKÓ, I.B.; VAATE, Abraham Bij. de. Ecological impact of crustacean invaders: general considerations and examples from the Rhine River. **Crustacean Issues**, v. 12, p. 3-34, 2000.

VÁZQUEZ, Maria Guadalupe; BAS, Claudia C.; SPIVAK, Eduardo D. Life history traits of the invasive estuarine shrimp *Palaemon macrodactylus* (Caridea:Palaemonidae) in a marine environment (Mar del Plata, Argentina). **Scientia Marina**, v. 76, n. 3, p. 507-516, 2012.

VAZZOLER, A.E.A.M. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: Teorias e Prática**. 1.ed. Maringá: Eduem, 1996. 169 p.

WASSICK, Ann; HUGHES, Melissa; BAEZA, Antonio; FOWLER, Amy; WILBER, Dara. Spacing and movement in the green porcelain crab *Petrolisthes armatus*: evidence for male competition and mate guarding. **Marine and freshwater Behaviour and Physiology**, v.50, p. 165-177, <https://doi.org/10.1080/10236244.2017.1347020>, 2017.

WASSON, Kerstin; ZABIN, Chela J.; BEDINGER, Laura; DIAZ, M. Cristina; PEARSE, John S. Biological invasions of estuaries without international shipping: the importance of intraregional transport. **Biology Conservation**, v. 102, n.2,p. 143-153, 2001.

WEAR, Robert G. Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 54, n. 745-762, 1974.

WEHRTMANN, Ingo S.; 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**, v. 140, n. 605-612, 2002.

WEHRTMANN, Ingo S.; GRAEVE, Martin. Lipid composition and utilization in developing eggs of two tropical marine caridean shrimp (Decapoda:Caridea:Alpheidae: Palaemonidae). **Comparative Biochemistry and Physiology Part B**, v. 121, p. 457-463, 1998.

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

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

WILLIAMSON, Mark. **Biological invasions**. 1. ed. Londres: Springer Netherlands, 1996. 244 p.

WILLIAMSON, Mark; FITTER, Alastair. The varying success of invaders. **Ecology**, v. 77, p. 1661-1666, <https://doi.org/10.2307/2265769>, 1996.

YOUNG, Ronald E.; PEARCE, J.; GOVIND, C.K. Establishment and maintenance of claw bilateral asymmetry in snapping shrimps. **Journal of Experimental Zoology**, v. 269, p. 319-326, 1994.