



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

RODRIGO GUÉRON FAUSTINI

**ESTRATÉGIA REPRODUTIVA DE DUAS ESPÉCIES DE CAMARÕES ALFEÍDEOS
SIMBIONTES DO NORDESTE DO BRASIL**

Recife

2019

RODRIGO GUÉRON FAUSTINI

**ESTRATÉGIA REPRODUTIVA DE DUAS ESPÉCIES DE CAMARÕES ALFEÍDEOS
SIMBIONTES DO NORDESTE DO BRASIL**

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

Área de Concentração: Biologia Animal

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida

Coorientador: Prof. Dr. José Roberto Botelho de Souza

Recife

2019

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Faustini, Rodrigo Guéron

Estratégia reprodutiva de duas espécies de camarões Alfeídeos
simbiontes do Nordeste do Brasil / Rodrigo Guéron Faustini - 2019.
88 folhas: il., fig., tab.

Orientador: Alexandre Oliveira de Almeida

Coorientador: José Roberto Botelho de Souza

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

Inclui referências.

1. *Alpheidae* 2. Sistema de acasalamento 3. Sincronia reprodutiva
I. Almeida, Alexandre Oliveira de (orient.) II. Souza, José Roberto
Botelho de (coorient.) III. Título

595.388

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-319

RODRIGO GUÉRON FAUSTINI

**ESTRATÉGIA REPRODUTIVA DE DUAS ESPÉCIES DE CAMARÕES ALFEÍDEOS
SIMBIONTES DO NORDESTE DO BRASIL**

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

Aprovado em: 31/07/2019

COMISSÃO EXAMINADORA

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

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

Dr. Douglas Fernandes Rodrigues Alves/Universidade Federal de Uberlândia
(Membro Externo)

Prof. Dr. Giovanni Amadeu Paiva Dos Santos/Universidade Federal de Pernambuco
(Membro Interno)

Dr^a. Catarina de Lourdes Araújo Silva/ Universidade Federal de Pernambuco
(Membro Externo Suplente)

Prof. Dr. João Lucas Leão Feitosa/ Universidade Federal de Pernambuco
(Membro Interno Suplente)

Com todo meu amor, às pessoas que são fundamentais na minha vida: minha mãe Paula,
minha irmã Clara, meus avós Renato e Lilisa e minha namorada Amanda,

Dedico

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, eu agradeço ao Pai Maior, pela vida e por cada oportunidade concedida a mim. Igualmente, agradeço aos Orixás por toda força espiritual concedida ao longo do meu caminhar.

Agradeço a cada um dos meus familiares por todo apoio e dedicação, não apenas nesta etapa, mas em toda a minha vida. Em especial, agradeço a minha mãe Paula e meus avós Lilisa e Renato que sempre me incentivaram, aconselharam e nunca permitiram que eu desistisse. Obrigado por serem meu exemplo de força, honestidade e humildade.

Agradeço a minha namorada Amanda por todo suporte e companheirismo. Mais uma vez você esteve presente em mais uma etapa importante da minha vida e desta vez não foi diferente. Você não só me ajudou me dando forças com conselhos, mas colocou a mão na massa e foi se atolar na lama do manguezal junto comigo. Deixo aqui meu muito obrigado pelo apoio incondicional e por sempre me fazer acreditar nos meus sonhos.

Agradeço a cada uma das pessoas que representam a família do Laboratório de Biologia de Crustáceos por me receberem e me acolherem com muito carinho e respeito. Agradeço a vocês por tudo que passamos nestes dois últimos anos. Agradeço por cada gesto e cada palavra de apoio, pelos ensinamentos, pelas risadas, brincadeiras, enfim, por tudo. Vocês são o exemplo perfeito da expressão “a união faz a força”. Sem vocês, com certeza, eu não seria capaz de concluir meu trabalho. Por isso, deixo aqui meu agradecimento a Woody, Guido, Paty, Andressa, Renata, Mário, Ana Carla, Pedro e Fernanda.

Deixo um agradecimento especial a Woody e Guido pela amizade fora do ambiente de trabalho. Muitas vezes ao longo do percurso estive desanimado, indeciso e com medo deste novo desafio, mas vocês sempre me motivaram e me apoiaram para que eu seguisse firme e acreditando que tudo daria certo.

Agradeço especialmente a Andressa e Paty que me acolheram no momento mais turbulento que passei ao longo destes dois anos. Sem o apoio de vocês, com certeza, a caminhada até aqui teria sido muito mais difícil.

Agradeço ao meu orientador Alexandre que é o pai, ou como alguns dizem, o avô, da família LBC. Avô por conta do carinho e zelo que tem por seus alunos. Você é um exemplo a ser seguido. Uma pessoa que pensa primeiro no ser humano e depois no aluno. A você, sou

grato por acreditar e confiar no meu trabalho, por me oportunizar chegar até aqui, por me abrir portas e por acreditar nos meus sonhos profissionais. Muito obrigado por tudo.

Agradeço ao meu coorientador Beto por ter topado este desafio e por ter me auxiliado ao longo desta caminhada.

Agradeço a todos os professores do PPGBA que, mesmo de forma indireta, contribuíram para que eu pudesse chegar até aqui.

Deixo um agradecimento especial ao Professor Giovanni, do Laboratório de Cultivo de Invertebrados de Meiofauna Marinha e Ecotoxicologia, e seus alunos que permitiram que eu desenvolvesse experimentos em seu laboratório, fornecendo não só o espaço, mas o material necessário para tal.

Agradeço a toda moçada do CsF. Muito obrigado Iago, Rapha e Pedro por se fazerem presente mesmo com a distância. Obrigado pelos conselhos e apoio dado ao longo do mestrado. Em especial, agradeço ao Iago e sua família pelo acolhimento em terras recifenses.

Agradeço a Letícia, Léo e Alê pela amizade criada ao longo destes dois anos. Mesmo cada um na sua correria e tendo seus projetos para tocar, nossos momentos de desabafo e conversas sempre foram essenciais para seguir firme na caminhada.

Por fim, gostaria de dizer que a gratidão é o sentimento que prevalece neste momento. Gratidão pelas pessoas que conheci, pelos momentos que vivi e pela oportunidade de finalizar mais um ciclo tendo a certeza de que fiz o meu melhor. Deixo aqui meu obrigado a todos que participaram direta e indiretamente deste trabalho, porque sem vocês nada disso seria possível.

RESUMO

Características populacionais e ambientais são responsáveis por determinar a frequência de ocorrência de interações sociais entre os indivíduos de uma população. Tais interações, não se limitam, mas podem envolver a disputa por parceiros sexuais. Em crustáceos simbiontes, os principais fatores que influenciam o comportamento social das populações e, conseqüentemente, o sucesso na obtenção de cópula são as características dos simbiontes (morfológicas e ecológicas) e os níveis de predação. Contudo, para garantir o sucesso reprodutivo os indivíduos não dependem apenas de realizar a cópula. O sucesso reprodutivo de fêmeas de diversas espécies de vertebrados e invertebrados aquáticos parece estar relacionado com a liberação dos gametas e larvas no ambiente em sincronia com variáveis ambientais que favorecem o desenvolvimento e a dispersão da prole. Considerando isto, este estudo teve como objetivos (I) investigar o sistema de acasalamento e (II) analisar o ciclo reprodutivo a fim de investigar a existência de sincronia reprodutiva com o ciclo das marés dentro e entre as populações de *Alpheus estuariensis* e *Salmones carvalhoi*, dois camarões alfeídeos simbiontes. Para isso, foi (I) investigado o padrão de utilização do refúgio e aspectos populacionais das duas espécies e (II) se a variação das marés influencia o período em que as fêmeas se tornam sexualmente receptivas e o período em que as larvas são liberadas no ambiente. Houve baixa correlação positiva de tamanho entre os indivíduos das duas espécies encontrados na mesma galeria. Indivíduos de *A. estuariensis* e *S. carvalhoi* foram encontrados em pares com frequência maior do que a esperada ao acaso. Os pares heterossexuais de *A. estuariensis* e os pares compostos por dois camarões hermafroditas em *S. carvalhoi* apresentaram alta correlação positiva de tamanho. Nossos resultados sugerem *A. estuariensis* possui comportamento monogâmico, enquanto *S. carvalhoi* possui comportamento poliginândrico. Além disso, nossos resultados sugerem que *A. estuariensis* libera suas larvas durante as marés de sizígia durante o período chuvoso e se reproduz independente do ciclo das marés. *Salmones carvalhoi* tende a liberar suas larvas e se reproduzir durante as sizígias. Por fim, concluímos que apesar de serem duas espécies que compartilham o mesmo habitat e estão sob as mesmas influências ambientais, *A. estuariensis* e *S. carvalhoi* possuem estratégias reprodutivas distintas.

Palavras-chave: Alpheidae. Sistema de acasalamento. Sincronia reprodutiva. Ciclo de marés. Comportamento reprodutivo.

ABSTRACT

Population and environmental characteristics are responsible for determining the frequency of social interactions among individuals in a population. Such interactions are not limited to, but may involve dispute for sexual partners. In symbiotic crustaceans, the main factors that influence the social behavior the individuals and, consequently, their mating success are their symbionts characteristics (morphological and ecological) and the levels of predation pressure. However, to achieve reproductive success, the parties do not depend exclusively on mating. Female's reproductive success of several species of aquatic vertebrates and invertebrates seems to be dependent on gametes and larval releasing into environment in synchrony with environmental variables that favor the development and dispersion of offspring. Considering it, this study aimed (I) to investigate the mating system and (II) the existence of reproductive synchrony with the tidal cycle within and between the populations of *Alpheus estuariensis* and *Salmonus carvachoi*, two symbiont alpheid shrimps. For this reason, it was investigated (I) the refuge-use pattern and populational aspects of the two species, and (II) whether the tidal variation influences the period in which the females become sexually receptive and the period when the larvae are released into the environment. There was a low positive correlation of size between the individuals of the two species found in the same burrow. Individuals of *A. estuariensis* and *S. carvachoi* were found in pairs with a frequency higher than expected by chance alone. The heterosexual pairs of *A. estuariensis* and the pairs of two hermaphrodite shrimps in *S. carvachoi* showed a high positive correlation of size between conspecifics. Our results suggest that *A. estuariensis* is monogamous, while *S. carvachoi* has a polygynandric behavior. In addition, our results suggest that *A. estuariensis* releases its larvae during the syzygy tides only in the rainy season and reproduces independently of the tidal cycle. *Salmonus carvachoi* is prone to release its larvae and reproduce only during the syzyges. Finally, we conclude that although they are two species that share the same microhabitat and are under the same environmental influences, *A. estuariensis* and *S. carvachoi* have different reproductive strategies.

Keywords: Alpheididae. Mating system. Reproductive synchrony. Tidal cycle. Reproductive behaviour.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – <i>Alpheus estuariensis</i> (A) e <i>Salmones carvachoi</i> (B), em vista dorsal.....	17
Figura 2 – Planície de maré localizada no Rio Massangana no município do Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil. A caixa inserida no canto inferior esquerdo detalha a abertura das galerias de <i>Alpheus estuariensis</i> Christoffersen, 1984.....	25
Figura 3 – Foto de vista lateral de <i>Salmones carvachoi</i> (lado esquerdo) e <i>Alpheus estuariensis</i> (lado direito). Marcações em vermelho indicam como foi medido o comprimento de carapaça dos indivíduos de ambas as espécies	26
Figura 4 – Número total de galerias em que foi possível observar a presença das respectivas espécies: Aest: <i>Alpheus estuariensis</i> ; Scar: <i>Salmones carvachoi</i> ; AeSc: <i>A. estuariensis</i> e <i>S. carvachoi</i> em associação; N/A: nenhum indivíduo (hospedeiro e inquilino)	27
Figura 5 – Relação de tamanho entre o comprimento de carapaça de <i>Salmones carvachoi</i> e de seu hospedeiro <i>Alpheus estuariensis</i> encontrados coabitando a mesma galeria	28
Figura 6 – Relação de tamanho entre o comprimento de carapaça de <i>Salmones carvachoi</i> e de adultos (comprimento de carapaça $\geq 6,86$ mm) de <i>Alpheus estuariensis</i> encontrados coabitando a mesma galeria	28
Figura 7 – Distribuição populacional do camarão escavador <i>Alpheus estuariensis</i> . Foi observada diferença estatística entre a frequência observada e a distribuição aleatória de Poisson ($\chi^2 = 81,95$; gl = 7, $P < 0,001$).....	29
Figura 8 – Distribuição populacional do camarão inquilino <i>Salmones carvachoi</i> em galerias escavadas por <i>Alpheus estuariensis</i> . Foi observada diferença estatística entre a frequência observada e a distribuição aleatória de Poisson ($\chi^2 = 40,66$; gl = 3, $P < 0,001$).....	30
Figura 9 – Relação de tamanho do comprimento de carapaça (CC, mm) entre todos indivíduos de <i>Alpheus estuariensis</i> encontrados em pares sexuais em galerias escavadas.....	32
Figura 10 – Relação de tamanho do comprimento de carapaça (CC, mm) entre indivíduos adultos de <i>Alpheus estuariensis</i> encontrados pareados em galerias escavadas	32

Figura 11 – Relação de tamanho do comprimento de carapaça (CC, mm) entre indivíduos de <i>Salmones carvachoi</i> encontrados pareados em galerias de <i>Alpheus estuariensis</i> . Por questões visuais, todos os indivíduos de maior tamanho de cada par composto por hermafroditas foram plotados no eixo x.....	32
Figura 12 – Planície de maré localizada no Rio Massangana no município do Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil. A foto à esquerda foi tirada durante o período de maré de quadratura e a foto à direita foi tirada durante o período da maré de sizígia. As fotos mostram a mesma localidade em duas perspectivas diferentes.....	51
Figura 13 – Estágios de desenvolvimento das gônadas de <i>Alpheus estuariensis</i> . Da esquerda para a direita estão representadas: (A) gônada esgotada; (B) gônada pouco desenvolvida; (C) gônada com desenvolvimento intermediário; e (D) gônada madura. As setas vermelhas indicam a região gonadal anterior	52
Figura 14 – Estágios de desenvolvimento das gônadas de <i>Salmones carvachoi</i> . Da esquerda para a direita estão representadas: (A) gônada esgotada; (B) gônada pouco desenvolvida; (C) gônada com desenvolvimento intermediário; e (D) gônada madura. As setas vermelhas indicam a região gonadal anterior	53
Figura 15 – Estágios de desenvolvimento embrionário de <i>Alpheus estuariensis</i> : (A) – estágio I; (B) estágio II; (C) – estágio III; (D) – estágio IV. As setas vermelhas indicam olhos vestigiais (C) e olhos bem desenvolvidos (D)	54
Figura 16 – Estágios de desenvolvimento embrionário de <i>Salmones carvachoi</i> : (A) – estágio I; (B) estágio II; (C) – estágio III; (D) – estágio IV. As setas vermelhas indicam olhos vestigiais (C) e olhos bem desenvolvidos (D)	54
Figura 17 – Ovos normais e anormais de (A) <i>Salmones carvachoi</i> e (B) <i>Alpheus estuariensis</i> . As setas apontam para os ovos anormais que são visualmente maiores que os normais em <i>S. carvachoi</i> e menores em <i>A. estuariensis</i>	55
Figura 18 – Índice de estágio embrionário de <i>Alpheus estuariensis</i> em cada um dos períodos lunares. A linha pontilhada indica a amplitude da maré registrada nos dias em que foram realizadas as amostragens. Para isso, calculou-se a diferença entre a baixa-mar registrada no período de amostragem dos camarões e a preamar subsequente.....	57

Figura 19 – Índice de estágio embrionário de *Salmones carvachoi* em cada um dos períodos lunares. A linha pontilhada indica a amplitude da maré registrada nos dias em que foram realizadas as amostragens. Para isso, calculou-se a diferença entre a baixa-mar registrada no período de amostragem dos camarões e a preamar subsequente..... 57

Figura 20 – Índice de estágio gonadal de *Alpheus estuariensis* em cada um dos períodos lunares. A linha pontilhada indica a amplitude da maré registrada nos dias em que foram realizadas as amostragens. Para isso, calculou-se a diferença entre a baixa-mar registrada no período de amostragem dos camarões e a preamar subsequente..... 58

Figura 21 – Índice de estágio gonadal de *Salmones carvachoi* em cada um dos períodos lunares. A linha pontilhada indica a amplitude da maré registrada nos dias em que foram realizadas as amostragens. Para isso, calculou-se a diferença entre a baixa-mar registrada no período de amostragem dos camarões e a preamar subsequente..... 58

Figura 22 – Grau de desenvolvimento gonadal (estágios) observado em fêmeas de *Alpheus estuariensis* incubando ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário..... 60

Figura 23 – Grau de desenvolvimento gonadal (estágios) observado em hermafroditas de *Salmones carvachoi* incubando ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário 60

Figura 24 – Dados de precipitação acumulada mensal referente ao ano de 2018. Os dados foram obtidos no site da Agência Pernambucana de Águas e Clima (APAC - <http://www.apac.pe.gov.br/sighpe>) e são provenientes do Posto Pluviométrico Ipojuca (Suape) - PCD..... 63

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Número total de fêmeas de <i>Alpheus estuariensis</i> e hermafroditas de <i>Salmonus carvachoi</i> ovígeras amostradas solitárias ou pareadas com outros indivíduos dentro de galerias escavadas no sedimento.....	31
Tabela 2 – Número de fêmeas de <i>Alpheus estuariensis</i> e hermafroditas de <i>Salmonus carvachoi</i> observadas incubando ovos, considerando todos os períodos de coleta (fevereiro e março, maio e junho, agosto e setembro, novembro e dezembro). Os estágios dos ovos se referem ao grau de desenvolvimento embrionário, sendo estágio I ovos recém-postos com vitelo homogêneo e IV ovos com embriões bem desenvolvidos e próximos da eclosão.....	56
Tabela 3 – Número de galerias em que foram observadas hermafroditas de <i>Salmonus carvachoi</i> associadas às fêmeas de <i>Alpheus estuariensis</i> . Os dados indicam se os indivíduos estavam na mesma condição reprodutiva, relacionada ao grau de desenvolvimento (estágio) dos ovos. Os indivíduos, quando sincronizados foram distinguidos em: não ovígeros; carregando ovos em estágio I; II; III; IV. A categoria “não sincronizado” indica que os indivíduos encontrados associados carregavam ovos em diferentes estágios de desenvolvimento.....	59
Tabela 4 – Número de galerias em que foram observadas hermafroditas de <i>Salmonus carvachoi</i> associadas às fêmeas de <i>Alpheus estuariensis</i> . Os dados indicam se os indivíduos estavam na mesma condição reprodutiva, relacionada ao grau de desenvolvimento (estágio) das gônadas. Os indivíduos, quando em sincronia, foram distinguidos entre Gônadas em estágio I, II, III e IV, e não sincronizado quando os indivíduos apresentavam gônadas em estágio diferentes	59

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	MESMO REFÚGIO, MESMA TÁTICA REPRODUTIVA? UMA COMPARAÇÃO DO SISTEMA DE ACASALAMENTO DE DOIS CAMARÕES ALFEÍDEOS (CRUSTACEA: DECAPODA)	19
3	SINCRONIA REPRODUTIVA EM DUAS ESPÉCIES DE CAMARÕES SIMBIONTES	46
4	CONCLUSÃO	74
	REFERÊNCIAS	75

1 INTRODUÇÃO

Características populacionais (e.g., razão sexual e densidade populacional) e ambientais (e.g., disponibilidade de alimento e refúgio) são responsáveis por determinar a frequência de ocorrência de conflitos entre os indivíduos de uma população, seja por recursos ou parceiros sexuais, por exemplo (EMLEN; ORING, 1977; DAVIES; LUNDBERG, 1984; BAEZA; THIEL, 2007). As disputas diretas (e.g. combate – KINOMURA; YAMAUCHI, 1987) ou indiretas (e.g. monopolização de recurso – FORSYTH; ALCOCK, 1990) por parceiros sexuais permitiu que comportamentos reprodutivos, evolutivamente vantajosos, fossem selecionados (*Evolutionary Game Theory* – HAMMERSTEIN; SELTEN, 1994). Tais comportamentos envolvem a utilização de táticas pré e pós-copulatórias que possibilitem a maximização do sucesso reprodutivo (aqui definido como a produção de descendentes independentes) dos indivíduos, a partir de suas habilidades em acessar e/ou monopolizar parceiros sexuais.

O número de cópulas obtidas por machos ou fêmeas por meio de suas táticas reprodutivas, define o tipo de sistema de acasalamento da população (WICKLER; SEIBT, 1981; WATERMAN, 2007). Desta forma, as populações podem apresentar desde sistemas poliginândricos, quando machos e fêmeas copulam com múltiplos parceiros (DAVIES; LUNDBERG, 1984; BAKER et al., 2004; BAEZA; THIEL, 2007; DUGDALE et al., 2007), até monogâmicos, quando nenhum dos dois sexos copula com múltiplos parceiros em sequência (seja por estratégias comportamentais, restrições ambientais ou disponibilidade de parceiros sexuais) e permanecem juntos por um período de tempo maior do que o necessário para cópula (SCHEIN, 1975; WICKLER; SEIBT, 1981; CORREA; THIEL, 2003).

Os principais fatores que limitam a obtenção de cópula, em crustáceos simbioses (simbiose aqui definida sensu de Bary [1879] como diferentes organismos vivendo juntos [OULHEN et al., 2016]), são as características de seus hospedeiros e as pressões ambientais (BAEZA; THIEL, 2007). A variação de tamanho corporal e complexidade estrutural dos diferentes hospedeiros de crustáceos (e.g. esponjas, anêmonas, ouriços, ascídias e tartarugas) determinam a densidade e distribuição populacional das espécies simbióticas (BAEZA; THIEL, 2007). Por constituírem habitats descontínuos, a densidade populacional dos hospedeiros também influencia a densidade e distribuição populacional de seus respectivos simbioses. Consequentemente, estes animais podem ser encontrados solitários (HERNÁNDEZ et al., 2012), em pares heterossexuais (BAEZA, 2008), agregações não estruturadas (NIZINSKI, 1989) ou em colônias eusociais (DUFFY, 1996). Isso demonstra como as características dos hospedeiros têm reflexo direto na taxa de encontro e interação e por consequência nas táticas

reprodutivas e no sistema de acasalamento das populações de seus simbioses (THIEL; BAEZA, 2001; CORREA; THIEL, 2003; BAEZA; THIEL, 2007).

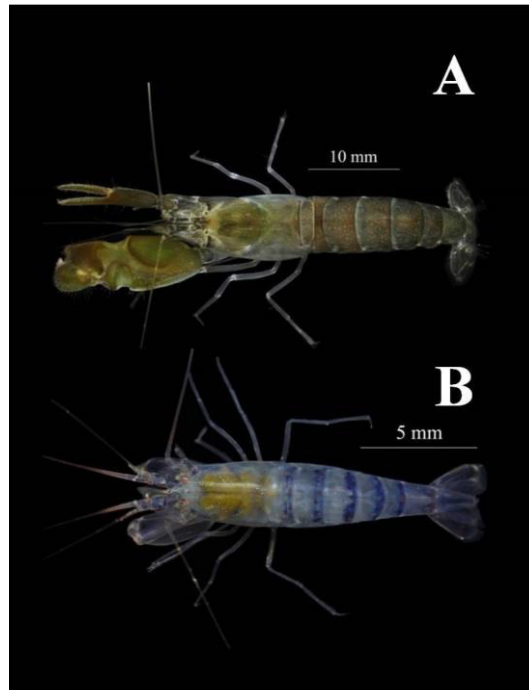
Como visto anteriormente, a frequência de conflitos para conquistar parceiros sexuais possibilitou a seleção de determinados comportamentos que objetivam a maximização do sucesso reprodutivo. Muitos destes comportamentos, em machos, são direcionados a obtenção de cópula (pré-copulatórios, e.g., cortejo nupcial: WCISLO; MINCKLEY; SPANGLER, 1992; combate: KINOMURA; YAMAUCHI, 1987; e guarda pré-copulatória: PARKER; VAHED, 2010), apesar de também haver táticas reprodutivas pós-copulatórias que visam garantir o sucesso da fertilização (e.g., guarda pós-copulatória – PARKER; VAHED, 2010). Contudo, o sucesso reprodutivo das fêmeas muitas vezes depende não só de sua capacidade de gestar sua prole, mas em dar a vida a eles em momentos propícios à sua sobrevivência e desenvolvimento. Fatores sociais e ambientais podem afetar a taxa de sobrevivência dos filhotes. Por isso, muitas vezes as fêmeas sincronizam seu ciclo reprodutivo para que a prole nasça em períodos com condições climáticas favoráveis e abundância de recursos (BOINSKI, 1987; PANKHURST; PORTER, 2003; KERR et al., 2014). Fêmeas subordinadas do elefante-marinho *Mirounga angustirostris* (GILL, 1866) optam por dar a luz a seus filhotes em locais com baixa densidade populacional, devido à competição por espaço (REITER; PANKEN; LE BOEUF, 1981). O contrário é observado em espécies com reprodução cooperativa, como ocorre em alguns mamíferos e aves. Nestas espécies, a sobrevivência da ninhada está positivamente relacionada ao tamanho do grupo, pois quanto maior o grupo maior engajamento nos cuidados com os filhotes (RUSSELL et al., 2003, RIDLEY, 2007). Já o sucesso reprodutivo de fêmeas de diversas espécies de vertebrados e invertebrados aquáticos parece estar relacionado com a liberação dos gametas e larvas no ambiente em sincronia com variáveis ambientais que favorecem não só a sobrevivência e desenvolvimento deles, mas também sua dispersão, como temperatura, ciclo lunar, ciclo das marés e correntes oceânicas (LOBEL, 1978; BABCOCK et al., 1986; CHRISTY, 2011).

Muitas espécies de crustáceos decápodos são amplamente encontradas em regiões entremarés. Por habitar este tipo de ambiente, estes organismos vivenciam flutuações ambientais cíclicas diárias (e.g., ciclo das marés). A variação na amplitude das marés permitiu, por exemplo, moldar a estratégia reprodutiva de diversas espécies de braquiúros que habitam o supra e o mesolitoral (CHRISTY, 2003, 2011). Estas espécies reproduzem-se de forma síncrona às fases lunares, variação da amplitude das marés e período do dia (CHRISTY, 2003, 2011). Diversos autores apontam esta estratégia reprodutiva como uma resposta adaptativa a predação sofrida tanto por fêmeas quanto por larvas (MORGAN; CHRISTY, 1997; CHRISTY, 2003,

2011; SKOV et al., 2005). Desta forma, estes organismos costumam liberar as larvas em preamares noturnas durante as marés de sizígia (MORGAN; CHRISTY, 1995; SKOV et al., 2005; CHRISTY, 2011). Em alguns casos, a sincronia reprodutiva pode ocorrer como estratégia para evitar a morte por dessecação devido à grande flutuação de temperatura que ocorre nas regiões entremarés (REAKA, 1976). Outros autores levantam a hipótese de que a minimização do encalhe das larvas pode ser responsável por moldar este tipo de estratégia (SALMON et al., 1986).

Alpheus estuariensis Christoffersen, 1984 (Figura 1A) e *Salmones carvachoi* Anker, 2007 (Figura 1B) são duas espécies de camarões alfeídeos, que assim como diversos braquiúros, são encontradas em galerias escavadas na zona entremarés de estuários e manguezais (ALMEIDA et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2015). A primeira tem sua distribuição registrada no Atlântico Ocidental, da Flórida ao Brasil (Pará até Santa Catarina) (ALMEIDA; MANTELATTO, 2013). A segunda, tem sua distribuição registrada em apenas cinco estados brasileiros (Paraná, São Paulo, Bahia, Pernambuco e Paraíba), além de registros na Ilha de Guadalupe (Antilhas Francesas), na Península de Iucatã (México) e na Venezuela (ANKER, 2010; ALMEIDA et al., 2013a; OLIVEIRA et al., 2015; VERA-CARIPE et al. 2015). Geralmente, as galerias em que estas espécies são encontradas se concentram em áreas onde o sedimento é mais argiloso nas planícies de maré e próximas às raízes dos mangues, permanecendo totalmente expostas durante o período de baixa-mar. Estudos anteriores sugerem que estas galerias são escavadas por *A. estuariensis* e que *S. carvachoi* as utiliza como refúgio, indicando existência de uma relação simbiótica entre as espécies (RAMOS-PORTO; VIANA; LACERDA, 1994; ALMIEDA et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2015). Entretanto, a frequência de ocorrência e a natureza destas associações ainda permanecem desconhecidas.

Figura 1 - *Alpheus estuariensis* (A) e *Salmones carvachoi* (B), em vista dorsal.



Fonte: Dissertação Danillo Barroso Souza – Universidade Federal de Sergipe (2018).

As galerias em que *A. estuariensis* e *S. carvachoi* são encontradas representam refúgios discretos (i.e., pequenos e descontínuos) e, por isso, são análogas aos hospedeiros de crustáceos simbioses. Portanto, características como tamanho do refúgio relativo ao ocupante, complexidade estrutural, densidade das galerias, bem como o índice de predação longe do refúgio podem determinar o grau de interação entre coespecíficos e, consequentemente, o número de cópulas obtidas pelos indivíduos de cada população. Por este motivo, estas duas espécies podem ser consideradas espécies-modelo ideais para testar o modelo proposto por Baeza e Thiel (2007). Estes autores propõem que a monogamia ocorra nas populações em que os indivíduos habitem refúgios ou hospedeiros pequenos em relação ao seu tamanho, morfologicamente simples e pouco abundantes. Além disso, a população deve habitar regiões onde o risco de predação fora dos hospedeiros ou refúgio apresente altos índices de predação (e.g., recifes de corais e estuários). O completo oposto, ou seja, ambientes com baixo índice de predação, hospedeiros relativamente grandes, morfologicamente complexos e abundantes propiciam a poliginandria.

Além da peculiaridade de *A. estuariensis* e *S. carvachoi* serem encontradas em associação dentro de galerias escavadas, estes camarões habitam um ambiente naturalmente estressante, devido a constante flutuação das marés. O estresse sofrido por habitar este tipo de ambiente permite que estratégias de sobrevivência específicas sejam utilizadas pelas populações presentes nestes locais, como visto anteriormente. Além da variação abiótica

evidenciada nas regiões entremarés, os ambientes estuarinos são amplamente conhecidos por servirem como habitat de juvenis de peixes, que em sua maioria se alimentam do zooplâncton, incluindo larvas de decápodos (MORGAN; CHRISTY, 1995). Estes fatores são apontados como sendo responsáveis por moldar a estratégia reprodutiva de diversas espécies de braquiúros que habitam o supra e o mesolitoral, por exemplo.

Considerando as informações apresentadas, esta dissertação teve como objetivo (I) investigar, de forma comparativa, o sistema de acasalamento de *A. estuariensis* e *S. carvalhoi* e (II) analisar o ciclo reprodutivo a fim de investigar a existência de sincronia reprodutiva com o ciclo das marés dentro e entre as populações das duas espécies. Cada objetivo apresentado será abordado em um capítulo diferente. Para alcançarmos o objetivo (I), foi investigado o padrão de utilização do refúgio e aspectos populacionais das duas espécies, tais como: distribuição populacional, padrão de associação dos indivíduos e condição reprodutiva das fêmeas pareadas. Para alcançarmos o objetivo (II), nós investigamos se a variação das marés influencia o período em que as fêmeas se tornam sexualmente receptivas, por meio da análise de desenvolvimento das gônadas, e o período em que as larvas são liberadas no ambiente, por meio da análise de desenvolvimento dos ovos. Somado a isto, nós avaliamos se os indivíduos de *A. estuariensis* e *S. carvalhoi* encontrados coabitando a mesma galeria estavam na mesma condição reprodutiva (gônadas ou ovos com o mesmo grau de desenvolvimento) e se as espécies apresentam desovas sucessivas.

ARTIGO I

2 MESMO REFÚGIO, MESMA TÁTICA REPRODUTIVA? UMA COMPARAÇÃO DO SISTEMA DE ACASALAMENTO DE DOIS CAMARÕES ALFEÍDEOS (CRUSTACEA: DECAPODA)

(Manuscrito formatado conforme as normas da revista *Zoologischer Anzeiger*, disponível em <https://www.elsevier.com/journals/zoologischer-anzeiger/0044-5231/guide-for-authors>)

RESUMO

O comportamento social de crustáceos simbioses e, conseqüentemente suas táticas reprodutivas, é influenciado pela variação biológica e ecológica dos hospedeiros. Os hospedeiros se caracterizam por serem refúgios descontínuos que limitam a movimentação e interação entre seus simbioses. Os crustáceos também são encontrados em outros micro-habitats descontínuos (e.g., galerias) que, como os hospedeiros, influenciam seu comportamento social. Nós investigamos, de forma comparativa, se a ocupação do mesmo refúgio proporciona a mesma tática reprodutiva em duas espécies diferentes de camarões alfeídeos estuarinos. Como espécies modelo nós utilizamos *Alpheus estuariensis*, um camarão escavador gonocórico, e *Salmones carvachoi*, uma espécie hermafrodita protândrica simultânea, inquilina de galerias escavadas pela primeira. Nós descrevemos o padrão de utilização do refúgio e os aspectos populacionais de ambas as espécies. Houve baixa correlação positiva de tamanho entre os indivíduos das duas espécies encontrados na mesma galeria. Indivíduos de ambas as espécies foram encontrados em pares com frequência maior do que a esperada ao acaso. Os pares heterossexuais de *A. estuariensis* e os pares compostos por dois camarões hermafroditas em *S. carvachoi* apresentaram alta correlação positiva de tamanho. Nossos resultados sugerem que a tática reprodutiva das duas espécies diverge. Os dados indicam que *A. estuariensis* possui comportamento monogâmico, enquanto *S. carvachoi* possui comportamento poliginândrico. Nós arguimos que a divergência observada pode estar relacionada à diferença entre o sistema sexual das espécies. Outra possibilidade é o fato de *A. estuariensis* ser mais suscetível a monopolizar o refúgio do que *S. carvachoi*, devido ao gasto energético empregado pela primeira na construção e manutenção da galeria.

Palavras-chave: Inquilinismo, Ecologia comportamental, Comportamento reprodutivo, Monogamia, Poliginandria.

REFERENCIAL TEÓRICO

Simbiose (aqui definido sensu de Bary [1879] como diferentes organismos vivendo juntos [Oulhen et al., 2016]) envolve três tipos de interações: mutualismo, comensalismo e parasitismo. Crustáceos dos mais diferentes táxons (ex: Copepoda – Ho et al., 2003; Isopoda – Bakenhaster et al., 2006; Amphipoda – Dvoretzky & Dvoretzky, 2009; Rhizocephala – Ritchie & Høeg, 1981; Decapoda – Bracken-Grissom et al., 2018) estabelecem relações simbióticas com outros invertebrados (Wirtz & d’Udekem d’Acoz 2008; Wirtz et al., 2009) e com vertebrados (Kramer et al., 2009; Karplus & Thompson, 2011; Pfaller et al., 2014). Muitas dessas associações são obrigatórias e duradouras (Karplus & Thompson, 2011), porém, existem espécies menos fiéis às quais se beneficiam temporariamente e/ou facultativamente da interação com seus hospedeiros (Baeza & Thiel, 2000; Jonsson et al., 2001; Pfaller et al., 2014). Independente do tipo de associação, o refúgio proporcionado pelo hospedeiro, é nestes casos a principal vantagem obtida pelos simbioss, pois permite que estes animais se protejam contra predadores e estresses ambientais.

Nas últimas décadas, estudos abordando a ocorrência e o padrão de utilização do hospedeiro ou do refúgio por crustáceos simbioss têm sido frequentemente realizados (Baeza & Stotz, 1995; Baeza & Thiel, 2000, 2003; Baeza, 2008; Alves et al., 2017; Baeza et al., 2017; Barroso et al., 2018). Estes estudos apontam a variação biológica (plano corporal, tamanho e morfologia) e ecológica (abundância e distribuição) dos hospedeiros, como fatores determinantes no comportamento social de seus simbioss e, conseqüentemente, nas táticas reprodutivas adotadas pelas espécies.

De acordo com o modelo de sistema de acasalamento proposto por Baeza e Thiel (2007), o valor adaptativo da monogamia em crustáceos simbioss pode ser explicado pelas restrições ambientais as quais estes organismos estão expostos. Seguindo este modelo, hospedeiros que fornecem pequenas áreas como refúgio e são morfologicamente simples, seja por seu tamanho corporal (ex: ascídias – Thiel et al., 2003) ou pelo tamanho da estrutura ocupada pelo simbiote (ex: região supracaudal de tartarugas – Pfaller et al., 2014), e são pouco abundantes favorecem o estilo de vida solitário ou em pares dos simbioss. Considerando este cenário, um hospedeiro com uma estrutura ou de tamanho corporal grande o suficiente para comportar dois simbioss, possibilita a vida em casal e favorece a monogamia (e.g. bivalves – Baeza, 2008). Em contrapartida, hospedeiros de pequeno tamanho corporal, capazes de comportar apenas um

simbionte, exige um estilo de vida solitário em que os indivíduos perambulam em busca de parceiros sexuais (Thiel et al., 2003; Baeza & Díaz-Valdés, 2011). Isto ocorre, pois a permanência em pares dentro dos hospedeiros, nestes casos, se torna inviável. A vida em agregação, por outro lado, é esperada quando os hospedeiros são relativamente grandes, morfologicamente complexos e abundantes (Baeza et al., 2017). Tudo isso está relacionado ao investimento de tempo e energia no patrulhamento e defesa do hospedeiro contra invasores e ao risco de deslocamento entre potenciais hospedeiros (Baeza & Thiel, 2007).

Simbiontes geralmente adotam comportamento territorialista e sedentário, monopolizando seu refúgio (ou hospedeiro), quando as vantagens obtidas no patrulhamento e proteção do território já ocupado sobressaem aos riscos de se movimentar entre refúgios (em caso de baixa abundância e longa distância dos hospedeiros) em busca de parceiros sexuais e alimento. Um exemplo disso é a divergência na tática reprodutiva entre as populações do camarão carídeo *Lysmata pederseni* Rhyne & Lin, 2006 encontradas no Panamá e Belize (monogâmicas) e no sul da Flórida (poliginandria) relacionada à abundância de seus hospedeiros (Baeza, 2010; Baeza et al., 2016). Este camarão habita o átrio da esponja *Callyspongia vaginalis* (Lamarck, 1814), que é mais abundante nos recifes de corais localizados no sul da Flórida, a qual predomina a paisagem junto dos corais moles e algas, do que no Panamá e em Belize, onde há predominância de corais duros (Baeza et al., 2016).

Este modelo pode ser extrapolado para espécies de crustáceos escavadores, responsáveis por construir e manter seu próprio refúgio, e os inquilinos desses micro-habitats (aqui utilizaremos o termo galeria para indicar os refúgios escavados). Nestes casos, as características das galerias são análogas às características dos hospedeiros. Portanto, o tamanho, complexidade, distribuição e abundância das galerias podem influenciar as estratégias reprodutivas dos inquilinos. Embora os decápodos mais conhecidos pela habilidade escavadora sejam os braquiúros, axiídeos e gebiídeos, indivíduos pertencentes a outras infraordens (e.g., Caridea – Karplus & Thompson, 2011; e Astacidea – Noro & Buckup, 2010) também possuem esta capacidade. Esta diversidade de espécies escavadoras reflete na diversidade morfológica e funcional das galerias (Dworschak et al., 2012). Além disso, a variação estrutural destes refúgios pode estar associada a fatores ambientais como textura do sedimento, concentração de matéria orgânica, sazonalidade e temperatura (Iribarne et al., 1997; Morrissey et al., 1999; Berkenbusch & Rowden, 2000; Butler & Bird, 2007). Considerando estes fatores, acreditamos que a diversidade morfológica das galerias encontrada inter e intraespecificamente podem, assim como a diversidade de hospedeiros, moldar diferentes táticas reprodutivas nas populações.

Apesar das características do refúgio – seja um hospedeiro ou uma galeria – ser importante para elucidar questões sobre a utilização de diferentes táticas reprodutivas em animais crípticos, são os dados populacionais que nos permitem inferir sobre o tipo de estratégia utilizada pela população. Por isso, faz-se necessário buscar informações como: frequência de indivíduos solitários, em pares e em grupos (≥ 3 indivíduos) e a sua probabilidade de ocorrência na população, que possibilita observar se há mais indivíduos solitários, pareados ou agrupados do que o esperado ao acaso na população. Outro indicativo populacional importante é o padrão de associação entre os pares, isto é, a existência de acasalamento preferencial por tamanho. Esta característica permite inferir se o tempo de duração do comportamento de pareamento é curto ou longo. A existência de acasalamento preferencial por tamanho é um indicativo de longa duração na relação dos pares, ou seja, uma correlação linear positiva entre o tamanho corporal dos indivíduos que compõem os pares indica que estes organismos se associam ainda pequenos e permanecessem juntos por mais de um ciclo reprodutivo (Yanagisawa, 1984; Boltaña & Thiel, 2001; Baeza, 2010).

Outro fator importante a ser avaliado é a condição reprodutiva das fêmeas encontradas pareadas. Em camarões carídeos, as fêmeas não estocam a massa espermática e por isso a cópula e, posteriormente, a fecundação dos ovos ocorre logo após a ecdise da fêmea (Bauer, 2006). Nas populações promíscuas (promiscuidade aqui se refere aos sistemas de acasalamento em que ao menos um dos indivíduos copula com mais de um parceiro sexual), o parceiro abandona seu casal logo após a cópula em busca de novas fêmeas receptivas (Bauer, 2006). Por outro lado, em populações monogâmicas é esperado que os indivíduos mantenham-se pareados com suas parceiras (Baeza, 2008). Sendo assim, em populações promíscuas os indivíduos devem ser encontrados apenas com parceiras prestes a estarem aptas para cópula (gônadas maduras e estágio de ovos avançados, quando presentes), enquanto em populações monogâmicas é esperado que os indivíduos estejam pareados com as fêmeas independente de sua condição reprodutiva ou estágio de desenvolvimento dos ovos (Baeza, 2008).

Salmonius carvachoi Anker, 2007 é um camarão alfeídeo hermafrodita protândrico simultâneo (HPS) de tamanho diminuto, se comparado a outros camarões da mesma família (comprimento de carapaça médio de $4,35 \pm 0,37$ mm [presente estudo]). Os registros de distribuição de *S. carvachoi* restringem-se ao Atlântico Ocidental, onde indivíduos foram amostrados no México, Guadalupe, Venezuela e Brasil (Paraíba até São Paulo – Anker, 2007; Almeida et al., 2012, 2018; Vera-Caripe et al., 2015). Esta espécie habita regiões estuarinas onde são comumente encontradas em galerias escavadas por outros decápodos maiores (*Alpheus buckupi* Almeida, Terossi, Araújo-Silva & Mantelatto, 2013; *Alpheus carlae* Anker,

2012; *Alpheus chacei* Carvacho, 1979; *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984; e *Axianassa australis* Rodrigues & Shimizu, 1992), em planícies de maré e nos manguezais, as quais são utilizadas como refúgio (Ramos-Porto et al., 1994, como *Salmones ortmanni* [Rankin, 1898]); Anker, 2007, 2010; Almeida et al., 2012; Oliveira et al., 2015). Além disso, esses camarões podem ser encontrados sob-rochas e entulhos, também acompanhado de seus hospedeiros (Christoffersen, 1982; Anker, 2007, 2010; Almeida et al., 2012). Por estes motivos, *S. carvachoi* foi considerada como simbiote generalista e facultativo de galerias de crustáceos decápodos (Oliveira et al., 2015; Oliveira, 2018), apesar de não haver estudo experimental que suporte esta hipótese.

A ocorrência de *S. carvachoi* em associação com outra espécie de decápodo foi documentada pela primeira vez por Ramos-Porto et al. (1994 – como *S. ortmanni*), quando esta espécie foi amostrada em galerias do também alfeídeo *A. estuariensis*. Outros registros de associação entre estas duas espécies foram documentados (Costa-Souza et al., 2014; Oliveira et al., 2015; Oliveira, 2018). *Alpheus estuariensis* é um camarão escavador com distribuição registrada para o Atlântico Ocidental, sendo encontrado na Flórida, Golfo do México, Caribe e Brasil (Pará até Santa Catarina – Almeida & Mantelatto, 2013). Suas galerias podem ser abundantes e são frequentemente encontradas em planícies de maré entre as raízes de mangue (Barroso et al., 2018). Contudo, podem ser encontradas sob rochas e troncos de árvores em profundidades de até 22 m (Almeida et al., 2012). Apesar de não haver estudo sobre a morfologia interna das galerias de *A. estuariensis*, sabe-se que esta espécie é capaz de construir galerias com até cinco aberturas, o que seria um indicativo de complexidade do refúgio (Barroso et al., 2018).

Seguindo o modelo proposto por Baeza & Thiel (2007) apresentado acima, a alta complexidade das galerias escavadas por *A. estuariensis* e coabitadas por *S. carvachoi* desfavorece a monopolização do refúgio, a vida em pares e, conseqüentemente, o comportamento monogâmico das espécies. Contudo, como mencionado anteriormente, existem outros fatores capazes de influenciar a tática reprodutiva adotada pelas populações (e.g., abundância do refúgio/hospedeiro – ver Baeza et al., 2016). Em concordância com esta ideia, populações de *A. estuariensis* de diferentes localidades aparentam apresentar diferentes sistemas de acasalamento. A população de *A. estuariensis* amostrada em manguezais no sul da Bahia, Brasil (14°48'31.1"S, 39°02'08.3"W) apresentou características que apontam a existência de monogamia (e.g., acasalamento preferencial por tamanho e machos pareados com fêmeas independente de sua condição reprodutiva – Costa-Souza et al., 2014). Em contrapartida, duas populações encontradas do Ceará, Brasil (11°05'47"S, 37°09'30"W e

11°07'32,08"S, 37°09'22"W), não demonstraram comportamento de monopolização do refúgio e os dados indicaram que os indivíduos se movimentam livremente entre as galerias em busca por parceiros sexuais (Barroso et al., 2018).

Considerando as informações apresentadas, este estudo tem com objetivo investigar, de forma comparativa, se a ocupação do mesmo refúgio proporciona a mesma tática reprodutiva em duas espécies diferentes de camarões alfeídeos. Para tal, utilizaremos *A. estuariensis* e *S. carvachoi* como espécies modelo, as quais terão seu sistema de acasalamento inferido por meio da investigação do padrão de utilização do refúgio e aspectos populacionais, tais como: distribuição populacional, padrão de associação dos pares e condição reprodutiva das fêmeas pareadas.

Caso as populações possuam comportamento monogâmico, como observado na população de *A. estuariensis* da Bahia, é esperado que: (1) a população apresente distribuição não-aleatória; (2) indivíduos pareados ocorram em frequência maior do que a esperada ao acaso; (3) que haja pareamento preferencial por tamanho; e (4) indivíduos formem pares independente de seu status reprodutivo. Em contrapartida, caso as populações apresentem comportamento poliginândrico como observado nas populações de *A. estuariensis* do Ceará, é esperado que: (1) a distribuição populacional dos indivíduos nas galerias seja aleatória, (2) indivíduos pareados ocorram na população em proporção menor do que o esperado ao acaso, (3) que não haja acasalamento preferencial por tamanho e (4) que os indivíduos formem pares apenas quando, pelo menos, um deles esteja com ovos em estágio final de desenvolvimento embrionário e, portanto, prestes a se tronarem sexualmente receptivos.

MATERIAIS E MÉTODOS

Procedimentos de amostragem

Indivíduos de *S. carvachoi* e *A. estuariensis* foram coletados durante o período de baixa-mar em planícies de maré localizadas no Rio Massangana (8°21'38.82"S 34°58'11.82"O), Pernambuco, nordeste do Brasil. As galerias de *A. estuariensis* são facilmente reconhecíveis, podendo ser distinguidas das demais galerias de outros animais encontrados na mesma região (Figura 2). Foram realizadas quatro amostragens ao longo de um mês, a cada três meses, totalizando 16 coletas. Desta forma, foram amostradas 200 galerias ao acaso (50 por semana) no período de fevereiro/março, maio/junho, agosto/setembro e novembro/dezembro de 2018, totalizando 800 galerias amostradas. Para obtenção dos indivíduos, foram utilizadas bombas de sucção do tipo *yabby pump* e cada galeria foi bombeada de cinco a oito vezes. A triagem do

sedimento coletado foi realizada em campo com auxílio de peneiras e os organismos obtidos foram acondicionados em frascos plásticos separados (um frasco por galeria) contendo água do estuário para serem transportados ao laboratório.



Fig. 2. Planície de maré localizada no Rio Massangana no município do Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil. A caixa inserida no canto inferior esquerdo detalha a abertura das galerias de *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984.

Protocolo em laboratório

Em laboratório, os espécimes foram anestesiados em gelo e, posteriormente, fixados em formol a 4%. Todos os indivíduos foram fotografados com a utilização de estereomicroscópio (Leica: modelo EZ4 E) e as medidas de comprimento da carapaça (CC – extremidade do rostro até a margem posterior da carapaça – Figura 3) foram tomadas com auxílio do software ImageJ 1.4 (Schneider et al., 2012). Os indivíduos de ambas as espécies foram classificados quanto ao sexo. *Alpheus estuariensis* é uma espécie gonocórica, por isso machos e fêmeas foram identificados de acordo com a presença ou ausência de ovos ou do apêndice masculino no segundo par de pleópodos (machos se diferenciam pela presença do apêndice masculino no segundo par de pleópodos). Indivíduos dessa espécie com CC igual ou maior a menor fêmea ovígera, foram considerados sexualmente maduros. Alguns indivíduos desta espécie não puderam ser sexados devido a ausência dos pleópodos ou, em algumas ocasiões, do abdome. *Salmones carvachoi* é uma espécie hermafrodita protândrica simultânea (Oliveira et al. 2015; Oliveira 2018). Neste sentido, todos os juvenis amadurecem sexualmente primeiro como machos funcionais e a medida que se desenvolvem se tornam hermafroditas simultâneos com ambas as porções gonadais (masculina e feminina) funcionais (Oliveira, 2018). Por isso, indivíduos com CC igual ou maior ao do menor indivíduo ovígero coletado foram classificados

como hermafroditas, enquanto indivíduos com CC menor do que o menor indivíduo ovígero foram considerados machos. Como indivíduos transicionais não possuem a porção feminina funcional, nosso estudo se limitou a classificar indivíduos de *S. carvachoi* em machos e hermafroditas. Em fêmeas adultas e hermafroditas, portanto, foi observado e quantificado o número de indivíduos portando ovos e seus estágios (I, II, III, IV ou V, seguindo Skov et al., 2005).

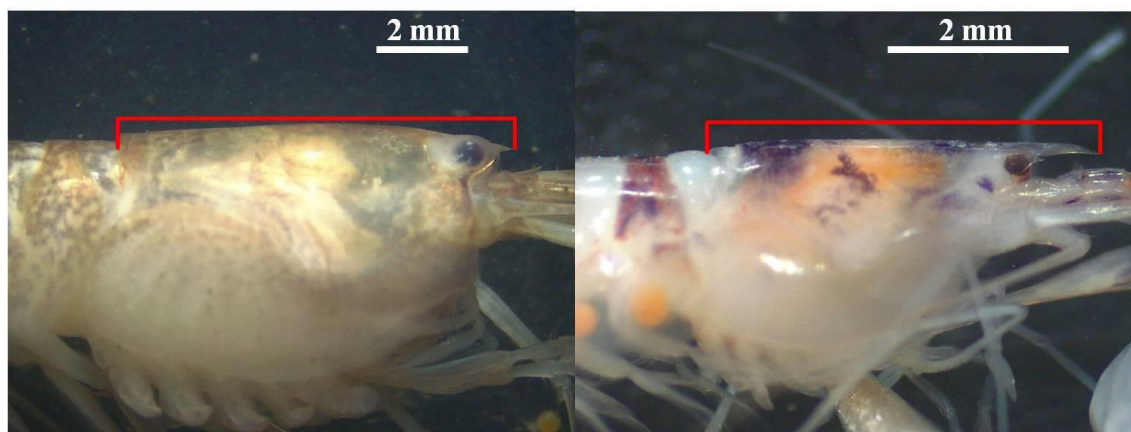


Fig. 3. Foto de vista lateral de *Alpheus estuariensis* (lado esquerdo) e *Salmoneus carvachoi* (lado direito). Marcações em vermelho indicam como foi medido o comprimento de carapaça dos indivíduos de ambas as espécies.

Padrão de utilização do refúgio

O padrão de utilização do refúgio por *A. estuariensis* e *S. carvachoi* foram avaliados através dos seguintes aspectos populacionais: frequência observada de indivíduos ausentes (= 0), solitários (= um indivíduos), em pares (= dois indivíduos) e em grupos (≥ 3 indivíduos); natureza dos pares (macho e macho; macho e fêmea/hermafrodita; hermafrodita e hermafrodita); frequência de indivíduos ovígeros solitários vs. em pares; correlação de CC entre indivíduos pareados; e correlação de tamanho entre hospedeiro e inquilino.

A frequência observada de número de indivíduos por refúgio de *A. estuariensis* e *S. carvachoi* foram comparadas com a distribuição aleatória de Poisson através do teste de Qui-quadrado de aderência. Para testar a correlação entre hospedeiro e inquilino foram inseridos os dados referentes a todos os indivíduos encontrados na mesma galeria. Por exemplo, se em uma galeria foi encontrado um par de cada espécie, a correlação foi avaliada entre o indivíduo 1 de *S. carvachoi* com os dois indivíduos de *A. estuariensis* e com indivíduo 2 de *S. carvachoi* com os dois indivíduos de *A. estuariensis*.

A correlação de Pearson entre o tamanho dos casais também foi testada, utilizando teste t. Entretanto, para *S. carvachoi*, que apresenta HPS, não foi possível designar o eixo em que cada indivíduo seria inserido. Por este motivo, foi utilizado o coeficiente de correlação intraclasse, utilizado quando não se consegue diferenciar o sexo. Inicialmente, foi realizada uma análise de variância (ANOVA um fator). Posteriormente, o valor do coeficiente de correlação intraclasse (R_{icc}) foi obtido através da proporção da variância total explicada pela variância entre os grupos (Vreys & Michiels, 1997).

RESULTADOS

Frequência de ocorrência

As duas espécies coocorreram em 21% (201) das 800 galerias amostradas (Figura 4). Considerando que em 138 (17%) destas não foi coletado nenhum indivíduo (hospedeiro ou inquilinos), podemos estimar em 30% das galerias habitadas foi observada interação simbiótica. O número de indivíduos coletados superou o número de galerias, com 989 e 353 indivíduos de *A. estuariensis* e *S. carvachoi*, respectivamente. O número de indivíduos de *A. estuariensis* e *S. carvachoi* variou de 1 a 7 e 1 a 3 camarões galeria⁻¹, com média ($\pm$ desvio padrão) de 1,64 ($\pm$ 0,74) e 1,37 ($\pm$ 0,53), respectivamente. A interação simbiótica teve peso diferente para as duas espécies, em *S. carvachoi* a coocorrência com *A. estuariensis* foi observada em 78% (201) das 257 galerias em que foi coletada e em 56 (22%) foi encontrada sozinha, ou seja, sem a presença de *A. estuariensis* (Figura 4). Já em *A. estuariensis*, a interação com *S. carvachoi* ocorreu em 33% das galerias, em que a primeira foi registrada.

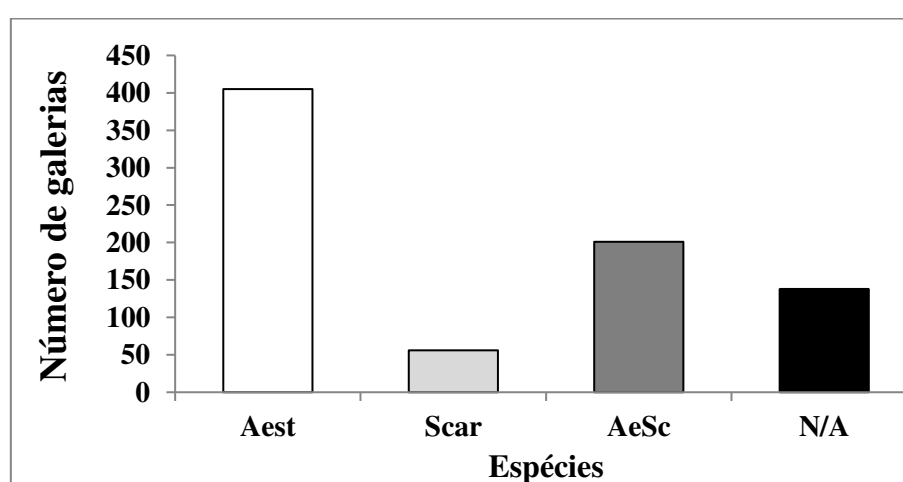


Fig. 4. Número total de galerias em que foi possível observar a presença das respectivas espécies: Aest: *Alpheus estuariensis*; Scar: *Salmonella carvachoi*; AeSc: *A. estuariensis* e *S. carvachoi* em associação; N/A: nenhum indivíduo (hospedeiro e inquilino).

Salmoneus carvachoi ocorreu predominantemente com indivíduos adultos de *A. estuariensis*. Em apenas 15 galerias foi observada a presença de *S. carvachoi* coabitando exclusivamente com juvenis de *A. estuariensis*. Em sua maioria, foram capturados indivíduos hermafroditas (n= 18), com apenas um indivíduo macho coabitando estas galerias. Nas outras 186 galerias havia ao menos um indivíduo adulto de *A. estuariensis* (CC $\geq$ 6,86 mm). Independentemente de ocupar galerias com juvenis e/ou adultos de *A. estuariensis*, houve uma baixa correlação significativa entre o CC de *S. carvachoi* e seus hospedeiros encontrados habitando a mesma galeria ($R=0,148$; $P < 0,05$ – Figura 5). Mesmo após a exclusão de juvenis de *A. estuariensis* da amostra e a realização da análise apenas com adultos, a correlação de tamanho se mostrou baixa, contudo não significativa ($R=0,185$; $P=0,11$ – Figura 6).

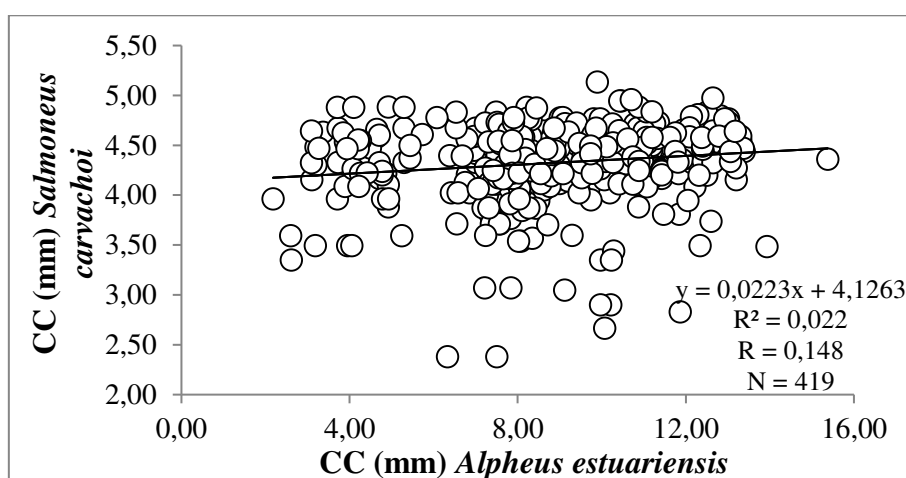


Fig. 5. Relação de tamanho entre o comprimento de carapaça de *Salmoneus carvachoi* e de seu hospedeiro *Alpheus estuariensis* encontrados coabitando a mesma galeria.

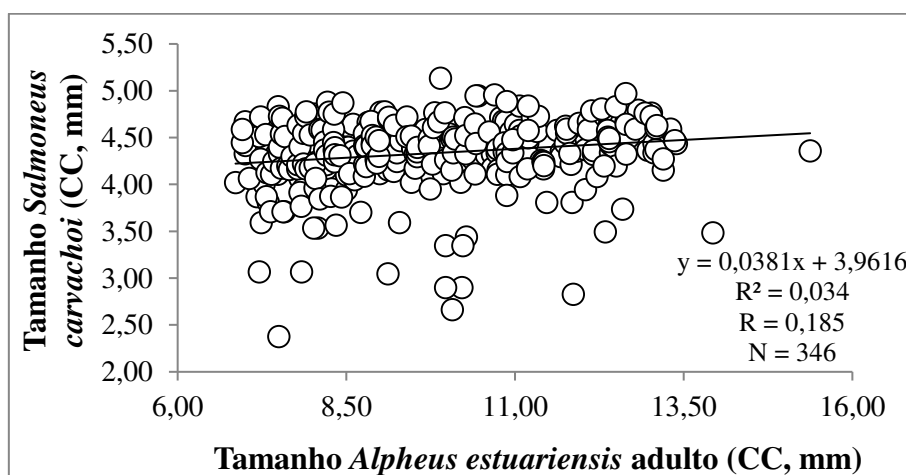


Fig. 6. Relação de tamanho entre o comprimento de carapaça de *Salmoneus carvachoi* e de adultos (comprimento de carapaça $\geq$ 6,86 mm) de *Alpheus estuariensis* encontrados coabitando a mesma galeria.

Distribuição populacional

A distribuição populacional de *A. estuariensis* diferiu estatisticamente da distribuição aleatória de Poisson ($\chi^2 = 81,95$; gl = 7, $P < 0,001$ – Figura 7). Similarmente, a distribuição populacional de *S. carvalhoi* diferiu estatisticamente da distribuição aleatória de Poisson ($\chi^2 = 40,66$; gl = 3, $P < 0,001$ – Figura 8). Em ambas as espécies os indivíduos pareados foram observados em frequência maior do que a esperada ao acaso ($\chi^2 = 43,70$; gl = 1, $P < 0,001$; e $\chi^2 = 22,95$; gl = 1, $P < 0,001$, respectivamente). Contudo, a ocorrência de indivíduos solitários de *A. estuariensis* não diferiu estatisticamente da distribuição aleatória ($\chi^2 = 0,01$; gl = 1, $P > 0,900$ – Figura 7). Diferente disto, indivíduos solitários de *S. carvalhoi* foram observados em frequência menor do que a esperada ao acaso ($\chi^2 = 15,89$; gl = 1, $P < 0,001$ – Figura 8). A população de *A. estuariensis* foi constituída predominantemente de fêmeas apresentando uma razão sexual significativamente diferente do esperado 1:1 (razão sexual 1:1,20; teste binomial, $P < 0,01$), contudo a razão sexual considerando apenas indivíduos adultos ($CC \geq 6,86$) não diferiu estatisticamente de uma razão de 1:1 (razão sexual 1:1,02; teste binomial, $P = 0,75$). A população de *S. carvalhoi* foi predominantemente de hermafroditas, tendo sido coletados 324 hermafroditas e apenas 25 machos.

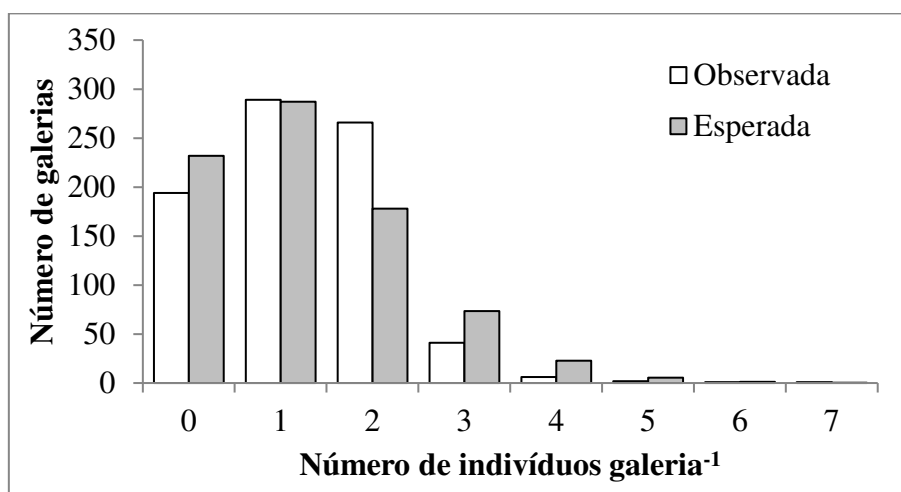


Fig. 7. Distribuição populacional do camarão escavador *Alpheus estuariensis*. Foi observada diferença estatística entre a frequência observada e a distribuição aleatória de Poisson ($\chi^2 = 81,95$; gl = 7, $P < 0,001$).

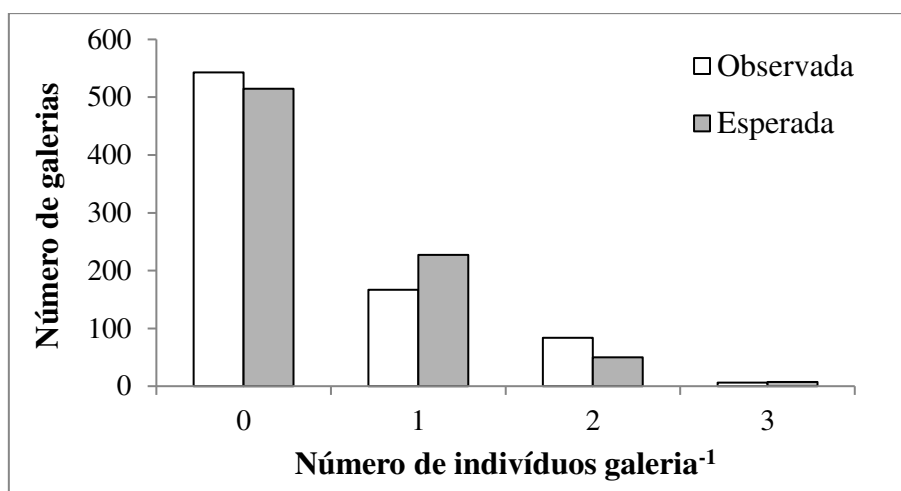


Fig. 8. Distribuição populacional do camarão inquilino *Salmoneus carvachoi* em galerias escavadas por *Alpheus estuariensis*. Foi observada diferença estatística entre a frequência observada e a distribuição aleatória de Poisson ($\chi^2 = 40,66$; gl = 3, $P < 0,001$).

Indivíduos solitários de *A. estuariensis* (adultos) e *S. carvachoi* foram amostrados em 295 (37%) e 167 galerias (21%), dos quais 143 e 149 eram fêmeas e hermafroditas e 146 e 18 machos, respectivamente. Não foi possível identificar o sexo de seis indivíduos de *A. estuariensis* que não apresentavam o segundo par de pleópodos. Dentre as fêmeas de *A. estuariensis*, 46, 9, 6 e 24 camarões portavam ovos nos estágios I, II, III e IV, respectivamente (N = 85 fêmeas ovígeras – Tabela 1). Dentre os hermafroditas de *S. carvachoi*, 65, 19, 1 e 2 camarões incubavam ovos nos estágios I, II, III e IV, respectivamente (N = 97 hermafroditas ovígeros – Tabela 1). Foram observados pares de *A. estuariensis* em 266 (33%) galerias, enquanto que pares de *S. carvachoi* foram observados em 84 (11%) oportunidades. Dos pares de *A. estuariensis* encontrados, 230 eram pares heterossexuais (183 formados por ambos os indivíduos adultos, 29 formados por um adulto e um juvenil e 18 formados por dois juvenis), 21 eram homossexuais (15 formados por duas fêmeas e seis por dois machos) e 15 eram formados por ao menos um indivíduo que não foi possível identificar o sexo devido à ausência do segundo par de pleópodos. Dos pares de *S. carvachoi* amostrados, 78 eram formados por dois hermafroditas (dois pares eram formados por um indivíduo com rostro quebrado e por isso não foram incluídos na análise de correlação) e cinco eram formados por um macho e um hermafrodita. Não foi observado pareamento entre machos.

Tabela 1. Número total de fêmeas de *Alpheus estuariensis* e hermafroditas de *Salmoneus carvachoi* ovíferas amostradas solitárias ou pareadas com outros indivíduos dentro de galerias escavadas no sedimento

Ovos (estágios)	<i>Alpheus estuariensis</i> (Fêmeas)		<i>Salmoneus carvachoi</i> (Hermafroditas)	
	Solitárias	Pareadas	Solitárias	Pareadas
Estágio I	46	71	65	75
Estágio II	9	11	19	12
Estágio III	6	7	1	0
Estágio IV	24	42	2	2

Foi observada uma correlação direta de tamanho (CC) entre os pares heterossexuais de *A. estuariensis* (incluindo pares compostos por ambos os indivíduos juvenis, um adulto e um juvenil e dois adultos, com 58% da variação do comprimento das fêmeas sendo explicada pelo tamanho dos machos; $P < 0,01$ – Figura 9). No entanto, quando considerados apenas os pares heterossexuais adultos foi observada uma forte correlação significativa entre o CC dos parceiros ($R = 0,89$; $P < 0,01$ – Figura 10). Houve correlação positiva significativa de tamanho também entre os indivíduos de *S. carvachoi* que compunham pares hermafrodita-hermafrodita (coeficiente de correlação intraclasse (R_{icc}) = 0,96; $F = 53,70$; $P < 0,01$ – Fig. 11). Ao contrário disto, não houve correlação significativa entre os pares formados por machos e hermafroditas ($R = 0,16$ – Figura 10).

Das fêmeas encontradas pareadas, 131 incubavam ovos (71, 11, 7 e 42 nos estágios I, II, III e IV, respectivamente – Tabela 1), enquanto que 98 hermafroditas foram observados portando ovos (75, 12 e 2 nos estágios I, II e IV, respectivamente – Tabela 1). A frequência de ocorrência de camarões ovíferos solitários e em pares diferiu estatisticamente em *A. estuariensis* (55% em indivíduos solitários e 67% em indivíduos pareados; teste binomial, $P < 0,05$), mas não em *S. carvachoi* (65% em indivíduos solitários e 61% em indivíduos pareados; teste binomial, $P = 0,49$).

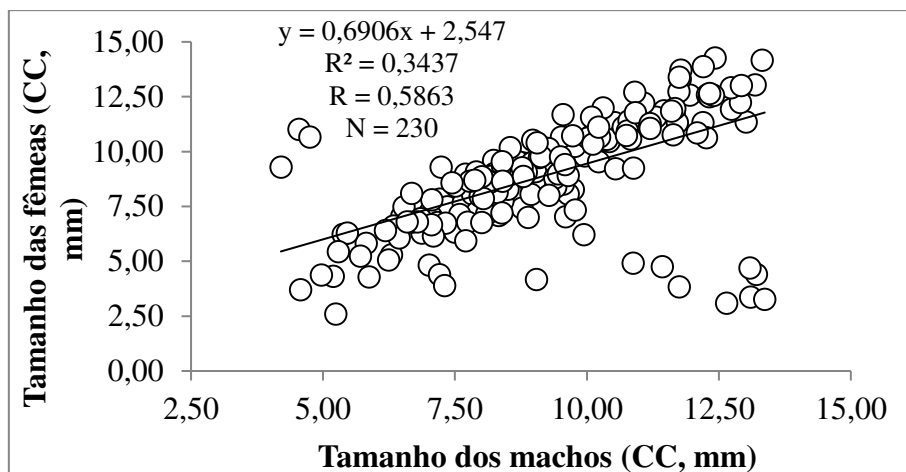


Fig. 9. Relação de tamanho do comprimento de carapaça (CC, mm) entre todos indivíduos de *Alpheus estuariensis* encontrados em pares sexuais em galerias escavadas.

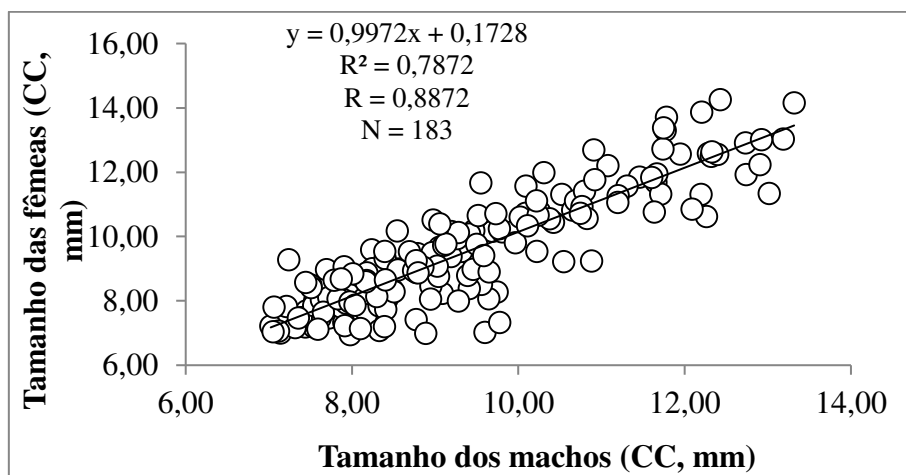


Fig. 10. Relação de tamanho do comprimento de carapaça (CC, mm) entre indivíduos adultos de *Alpheus estuariensis* encontrados pareados em galerias escavadas.

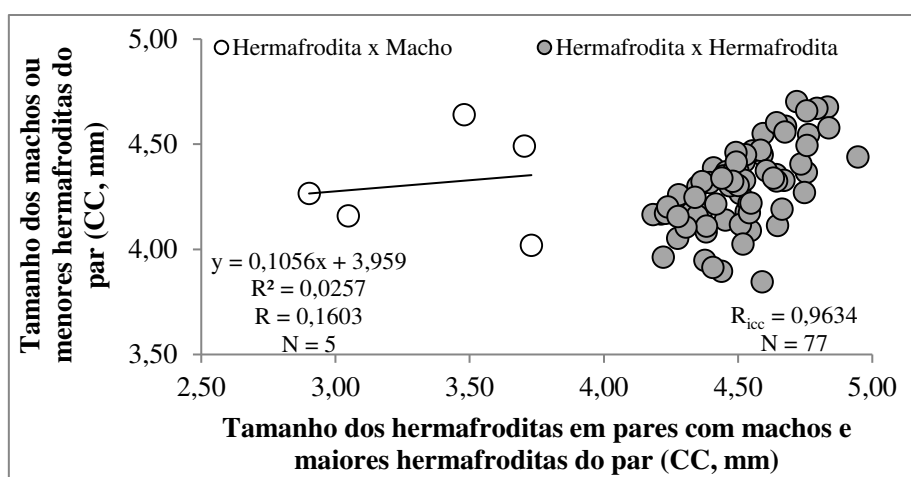


Fig. 11. Relação de tamanho do comprimento de carapaça (CC, mm) entre indivíduos de *Salmoeneus carvachoi* encontrados pareados em galerias de *Alpheus estuariensis*. Por questões visuais, todos os indivíduos de maior tamanho de cada par composto por hermafroditas foram plotados no eixo x.

Quando consideramos apenas os indivíduos adultos de *A. estuariensis*, foram observados apenas 14 grupos de três ou mais camarões (13 trios e um grupo de quatro camarões). Nestes casos, 10 trios eram formados por duas fêmeas e um macho e três trios eram formados por dois machos e uma fêmea. O quarteto era formado por duas fêmeas e dois machos. Quando incluímos os camarões juvenis ($CC \leq 6,86$ mm), o número de grupos aumentou para 51 (trios, grupos de 4, 5, 6 e 7 camarões foram observados 41, 6, 2, 1 e 1 vez, respectivamente). Dos seis trios encontrados em *S. carvachoi*, quatro eram compostos por três hermafroditas; um trio por dois hermafroditas e um macho; e um trio por dois machos e um hermafrodita.

DISCUSSÃO

Este estudo teve como objetivo investigar o sistema de acasalamento do camarão escavador *A. estuariensis* e seu inquilino *S. carvachoi*. Para tal, esperava-se que a população de ambas as espécies apresentassem características similares, referentes à distribuição populacional e ocorrência de pares.

Os dados obtidos indicam que as populações estudadas possuem estratégias reprodutivas similares, porém com algumas divergências. Diferentemente do que foi observado nas populações de *A. estuariensis* do Ceará e em concordância com os achados de Costa-Souza et al. (2014), a população de *A. estuariensis* estudada no presente trabalho apresentou características que estão em conformidade com a existência de monogamia (ver abaixo). Por outro lado, nossos resultados indicam que a população de *S. carvachoi* compartilha características tanto de populações promíscuas (e.g., baixa correlação de tamanho com hospedeiro e entre machos e hermafroditas pareados) como de populações monogâmicas (e.g., forte correlação de tamanho entre hermafroditas pareados e formação de pares independente do estágio reprodutivo).

A ausência de correlação de tamanho entre indivíduos de *S. carvachoi* e *A. estuariensis* encontrados associados indica que indivíduos de ambas as espécies não compartilham a mesma galeria por longos períodos. Espécies de crustáceos simbioses territorialistas apresentam correlação positiva de tamanho com seus hospedeiros. Como visto anteriormente, o fato de o hospedeiro limitar e, de certa forma, ditar o crescimento de seus simbioses é a hipótese mais aceita (Baeza, 2008). Portanto, quando o hospedeiro e o simbiote permanecessem associados por longos períodos de tempo, o crescimento do simbiote tende a acompanhar o crescimento do hospedeiro. Esta característica pode ser observada em algumas espécies de crustáceos endossimbioses como *Pontonia margarita* Verrill, 1869 (Baeza, 2008) e *Ascidonia*

flavomaculata (Heller, 1864) (Baeza & Díaz-Valdés, 2011), do ectossimbionte *Alpheus armatus* Rathbun, 1901 (Knowlton, 1980) e no caso do camarão escavador *Alpheus bellulus* Miya & Miyake, 1969 e seu inquilino, o gobiídeo *Amblyeleotris japonica* Takagi, 1957 (Yanagisawa, 1984). Ao contrário disto, em casos onde indivíduos de uma população perambulam entre hospedeiros, seja para forragear ou obter novos parceiros sexuais, não é possível observar a existência de correlação de tamanho entre simbiote e hospedeiro (Alves et al., 2017; Baeza et al., 2017). Portanto, a ausência de correlação de CC sugere que os indivíduos de *A. estuariensis*, de *S. carvachoi* ou de ambas as espécies não monopolizam o refúgio e estejam se movimentando com frequência entre as galerias. Contudo, *A. estuariensis* é o responsável por construir seu próprio refúgio, enquanto *S. carvachoi*, aparentemente se utiliza dos micro-habitats criados pela primeira. A construção e manutenção das galerias representa um gasto energético significativo para as espécies escavadoras de diversos táxons de invertebrados marinhos e terrestres (White, 2001; Dorgan et al., 2011; Xu et al., 2014). Além disso, a sobrevivência e sucesso reprodutivo delas muitas vezes dependem da ocupação de uma galeria (Mathews, 2002a). Não surpreendentemente, indivíduos retirados de seus refúgios gastam mais energia construindo um novo refúgio do que forrageando (Palomar et al., 2005). Por estes motivos, seria desvantajoso para os indivíduos de *A. estuariensis* construir seu refúgio e prontamente abandoná-lo. Sendo assim, é possível que a baixa correlação de CC entre hospedeiro e inquilino se dê pelo fato da constante movimentação de *S. carvachoi* pelas galerias de *A. estuariensis*.

Assim como observado em espécies monogâmicas, as populações estudadas de *A. estuariensis* e *S. carvachoi* apresentaram distribuição populacional não-aleatória, com pares ocorrendo em frequência maior do que a esperada ao acaso. A vida em pares em *A. estuariensis* pode estar relacionada às vantagens adquiridas na cooperação de manutenção e defesa do território. Como dito anteriormente, os custos para se construir e manter um refúgio são altos, por isso uma forma de minimizar a energia gasta na manutenção das galerias é dividir esta tarefa com um coespecífico (Mathews, 2002a). As vantagens adquiridas durante uma relação monogâmica não se limitam à divisão de tarefas relacionadas à manutenção do refúgio, mas se estendem a maior capacidade de obtenção de alimento e defesa do refúgio (Hipótese de cooperação territorial – Mathews, 2002a). Isso reduz a probabilidade do indivíduo ser predado, pois reduz o tempo de forrageamento e de ser despejado devido a conflitos intraespecíficos. Não surpreendentemente, indivíduos de diversas populações de diferentes espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798 são encontrados coabitando refúgios em pares heterossexuais (Knowlton, 1980; Correia & Thiel, 2003; Rahman et al., 2003; Mathews, 2007; Pescinelli et al., 2017). Em

contrapartida, não há estudos sobre a capacidade escavadora de espécies de *Salmones*. Apesar de muitas destas espécies serem encontradas em galerias escavadas no sedimento, os registros de ocorrência delas indicam que estes camarões coabitam o refúgio construído por outras espécies de crustáceos escavadores (Dworschak et al., 2000; Komai, 2009; Anker et al., 2015). Estas ocorrências oportunísticas não exigiriam que estes camarões gastassem energia na construção das galerias, por isso o refúgio pode ser “mais valioso” para o hospedeiro do que para o inquilino. Portanto a ocorrência em pares em *S. carvachoi* pode não estar relacionada à monopolização do refúgio, mas sim a outros fatores.

Outra hipótese que explica a evolução da monogamia social em espécies que não desempenham cuidado biparental é a hipótese de guarda de parceiro (em inglês, *Mating-Guard Hypothesis* – Mathews, 2002b). Este comportamento, desempenhado por machos, consiste em monopolizar e restringir o acesso de outros machos a uma fêmea próxima de se tornar receptiva e/ou após a realização da cópula. Como as fêmeas de camarões carídeos não estocam esperma, a cópula deve ocorrer logo após a muda (Bauer, 2006). Este breve período em que as fêmeas se tornam receptivas é um dos fatores que faz a guarda pré-copulatória ser vantajosa. Já a guarda pós-copulatória pode ser propiciada ou incentivada em espécies com baixa densidade populacional, pois a baixa taxa de encontro de novos parceiros sexuais se torna mais custosa do que manter-se em par ou em casos em que a evasão do refúgio em busca de novos parceiros sexuais se torna energeticamente prejudicial devido à necessidade de realizar confrontos intraespecíficos para a fim de conquistar novas cópulas (Wickler & Seibt, 1981; Rahman et al., 2003). Neste estudo, fêmeas e hermafroditas pareados foram encontrados portando ovos em praticamente todos os estágios (exceto estágio III em *S. carvachoi*). Além disso, foi verificada a ocorrência de pares de *S. carvachoi* com ambos os indivíduos ovígeros. Estes dados sugerem a possível ocorrência de guarda pré-copulatória, que pode se estender após a fertilização dos óocitos em ambas as populações, ou pelo menos em parte delas (ver abaixo). A densidade populacional de *S. carvachoi* foi aproximadamente 1/3 da população de *A. estuariensis*. Portanto, para alguns indivíduos desta espécie a permanência em pares pode representar maior sucesso reprodutivo do que perambular em busca de outros parceiros. Somado a isto, o fato de *S. carvachoi* ser hermafrodita protândrica simultânea possibilita que indivíduos hermafroditas dupliquem o seu sucesso reprodutivo quando associados com outros hermafroditas (Baeza, 2010). Espécies com este tipo de sistema sexual atuam como machos durante o período de intermuda e como fêmeas logo após a ecdise (Fiedler, 1998). Isto reforça o fato de indivíduos pareados permanecerem juntos após a primeira cópula, para que ambos sejam inseminados.

Outra característica populacional que coincide com a de populações monogâmicas é o fato dos pares formados por indivíduos adultos de *A. estuariensis* e apenas por hermafroditas em *S. carvachoi* apresentarem forte correlação positiva de CC (o tamanho dos machos explica 88,6% da variação de tamanho das fêmeas em *A. estuariensis* e o tamanho do hermafrodita explica 96,3% da variação de seu respectivo par). Em espécies promíscuas, o fato de machos e, em algumas ocasiões, fêmeas se movimentarem com frequência entre os hospedeiros em busca de parceiros sexuais faz com que os pares permaneçam juntos por um curto período de tempo (apenas durante a cópula). Por isso, nestas espécies é observada pouca ou nenhuma correlação de tamanho entre os indivíduos pareados (Peiró et al., 2013; Baeza et al., 2015; Alves et al., 2017; Barroso et al., 2018). O fato de populações monogâmicas compartilharem seu refúgio por longo período de tempo faz com que o crescimento de um indivíduo seja acompanhado pelo crescimento do seu respectivo par (e.g., *Pinnixa transversalis* (H. Milne Edwards & Lucas, 1842) – Baeza, 1999; *Pontonia margarita* – Baeza, 2008). Esta característica se dá pelo fato do espaço disponível para os simbiossomas estar relacionado ao tamanho corporal dos hospedeiros. Portanto, o crescimento de indivíduos que constituem pares fiéis fica restrito a disponibilidade de espaço oferecida pelo simbiossoma (Baeza 2008).

Apesar de termos observado a maioria de fêmeas e hermafroditas pareados incubando ovos em diferentes estágios de desenvolvimento, também foi possível identificar muitos indivíduos solitários na mesma condição. Em espécies monogâmicas é esperado que as fêmeas solitárias, em sua maioria, não portem ovos uma vez que não estão engajadas com um parceiro sexual (Baeza et al., 2013). A única evidência, portanto, que não coincide com o esperado para espécies monogâmicas em *A. estuariensis* é a ocorrência de fêmeas ovígeras solitárias. Isto pode ocorrer caso os machos optem por perambular entre as galerias em busca de novas fêmeas receptivas ou pelo simples fato de que o par das fêmeas pode ter sido predado (Costa-Souza et al., 2014). Além disso, os camarões desta espécie são utilizados como iscas por pescadores artesanais locais, que pisoteiam a lama em busca destes animais (observação pessoal). Portanto o distúrbio causado por predadores e pela ação antrópica pode ser a causa resultante em fêmeas ovígeras não pareadas de *A. estuariensis*. Por outro lado, existem outras evidências que sugerem que apenas parte da população de *S. carvachoi* esteja engajada em interações monogâmicas, enquanto a outra parte opte por estratégias promíscuas. Isso pode ser concluído, pois além de observarmos hermafroditas ovígeros solitários, nossos resultados apontam uma correlação positiva pouco significativa entre o tamanho de machos e hermafroditas pareados. Isto indica que estes indivíduos se mantêm pareados por um curto período de tempo. O fator que poderia levar os machos a adotarem uma tática de comportamento de guarda é o fato de a razão sexual

ser enviesada para machos (Wickler & Seibt, 1981). Contudo, nossos resultados demonstram que a razão de fase sexual foi fortemente enviesada para hermafroditas (1:12,96). Sendo assim, indivíduos com fase sexual feminina não representam um fator limitante na população e, por isso, não há motivos para os machos desempenharem comportamento de guarda. Outro motivo que pode levar ao breve pareamento entre machos e hermafroditas é o fato de hermafroditas tenderem ao pareamento com outro hermafrodita, já que desta forma a chance do sucesso reprodutivo seria dobrado (Baeza, 2010). Experimentalmente, Baeza (2010) demonstrou que hermafroditas de *L. pedersenii* repeliram pequenos machos quando postos coabitando o mesmo hospedeiro. O contrário não foi observado em pares formados por ambos os camarões hermafroditas (Baeza, 2010).

CONCLUSÕES

Implicações para o sistema de acasalamento de *Alpheus estuariensis*

Nossos resultados sugerem que os indivíduos da população estudada de *A. estuariensis* compartilham seu refúgio com coespecíficos do sexo oposto por períodos que podem exceder um ciclo reprodutivo. Sendo assim, podemos concluir que indivíduos desta população possuem o sistema de acasalamento monogâmico, assim como o observado em uma população da Bahia da mesma espécie e em outras espécies do gênero (Knowlton, 1980; Correa & Thiel, 2003; Rahman et al., 2003; Mathews, 2007; Costa-Souza et al., 2014; Pescinelli et al., 2017). Apesar do modelo apresentado por Baeza & Thiel (2007) sugerir que o comportamento monogâmico deve ser favorecido quando o hospedeiro (ou refúgio) é morfologicamente simples, pequeno e escasso (facilitando a monopolização do recurso), nossos resultados mostram que estes fatores podem não se aplicar a espécies de crustáceos que constroem seus próprios refúgios. Uma explicação plausível, nestes casos, é de que a complexidade e tamanho do refúgio podem estar diretamente relacionados ao gasto energético empregado em sua construção. Ou seja, quanto maior a complexidade do refúgio maior a energia gasta para construí-lo.

Outro fator que favorece o comportamento monogâmico, ainda de acordo com Baeza & Thiel (2007), é o alto risco de predação longe dos refúgios. Este fator pode ser responsável por restringir o movimento dos indivíduos entre os refúgios. Os manguezais e estuários são regiões conhecidas por abrigar uma vasta diversidade de peixes que se alimentam de macrobentos (incluindo camarões) e por isso representam um ambiente com alto risco predatório (Salini et al., 1990; Rönnbäck et al., 1999; Tse et al., 2008; Vaslet et al., 2012). Diversos trabalhos apontam que juvenis de diferentes espécies de camarões peneídeos se aproveitam da

complexidade estrutural dos manguezais (devido à presença das raízes dos mangues) para conseguirem se esquivar de peixes predadores, outras preferem se enterrar no sedimento (Primavera & Leбата, 1995; Primavera, 1997; Rönnbäck et al., 1999). Apesar de não ter sido o objetivo deste trabalho, mas considerando os fatos apresentados, acreditamos que no caso de crustáceos escavadores o risco de predação longe das galerias pode representar um fator crucial na determinação do sistema de acasalamento utilizado.

Implicações para o sistema de acasalamento de *Salmoneus carvachoi*

Este estudo demonstra que tanto machos quanto hermafroditas de *S. carvachoi* comportam-se como indivíduos promíscuos. Contudo, parte da população de hermafroditas compartilha características de espécies monogâmicas. Isso nos leva a concluir que *S. carvachoi* possui o sistema de acasalamento de *pure-search polygynandry of mobile females*, discutido por Baeza e Thiel (2007). Este sistema de acasalamento constitui em táticas promíscuas de busca ativa de parceiros sexuais adotadas por indivíduos de ambas as fases (masculina e hermafrodita). Contudo, neste tipo de sistema de acasalamento os camarões hermafroditas demonstraram ser mais sedentários do que os machos.

De acordo com o modelo proposto por Baeza e Thiel (2007), as características que propiciam as espécies a adotarem este tipo de estratégia reprodutiva são: (I) a alta complexidade e abundância de refúgio/hospedeiro; (II) machos que se movimentam constantemente em busca de parceiros sexuais; (III) fêmeas que escolhem parceiros sexuais de “maior qualidade”; (IV) dimorfismo sexual com machos menores que fêmeas; e (V) indivíduos sem “armas” (quelípodos) desenvolvidas. Nossos resultados corroboram com todos estes pontos levantados. Como já apresentado anteriormente, as galerias de *A. estuariensis* representam refúgios abundantes e complexos, os machos de *S. carvachoi* demonstraram ser menos fiéis e mais móveis que hermafroditas. Além disso, os hermafroditas tendem a se beneficiar duplamente quando formam pares com outros hermafroditas, portanto a escolha por parceiros de “alta qualidade” se torna viável. Como *S. carvachoi* é uma espécie hermafrodita protândrica simultânea, é esperado que os machos sejam sempre menores do que os hermafroditas, corroborando com o ponto (IV) apresentado. Somado a isto, as espécies do de *Salmoneus* não possuem quelípodos com mecanismo de estalo, amplamente conhecido em diferentes gêneros de alfeídeos (ex: *Alpheus* e *Synalpheus* Spence Bate, 1888), utilizados em interações agonísticas.

Com isso, podemos concluir que as populações estudadas de *A. estuariensis* e *S. carvachoi* não apresentam o mesmo sistema de pareamento. O fato disto acontecer pode estar relacionado à diferença de sistema sexual encontrado entre as espécies (*A. estuariensis* é gonocórica e *S. carvachoi* é hermafrodita protândrica simultânea). Como os machos de espécies que apresentam HPS tendem a ser menores do que os hermafroditas é possível que estes indivíduos apresentem uma tática furtiva para a obtenção de parceiros sexuais, o que tendência estas espécies a não serem monogâmicas. Além disso, o fato de *A. estuariensis* ser o responsável pela construção das galerias e *S. carvachoi* apenas se aproveitar destes refúgios pode fazer com que o recurso (refúgio) tenha “valores” diferentes para as espécies. Se o refúgio representar um recurso mais valioso para a espécie hospedeira (já que esta espécie arca com o gasto energético de construí-lo) do que para a espécie inquilina, é mais provável que o hospedeiro monopolize o refúgio e o inquilino não, do que o contrário. Apesar dos achados no presente estudo, reforçamos a importância de desenvolver estudos futuros que avaliem como as características morfológicas das galerias podem influenciar na adoção de diferentes estratégias reprodutivas pelas espécies escavadoras, assim como as características morfológicas de hospedeiros podem influenciar o tipo de sistema de acasalamento adotado por seu respectivo simbiote.

REFERÊNCIAS

- Almeida, A.O., Mantelatto, F.L., 2013. Extension of the known southern distributions of three estuarine snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea, Alpheidae) in South America. *Crustaceana*. 86(13-14): 1715-1722.
- Almeida, A.O., Boehs, G., Araújo-Silva, C.L., Bezerra, L.E.A., 2012. Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus* ul (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa*. 3347: 1-35.
- Almeida, A.O., Terossi, M., Araújo-Silva, C.L., Mantelatto, F.L., 2013. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. *Zootaxa*. 3652, 437-452.
- Almeida, A. O., Terossi, M., Buranelli, R. C., Castilho, A. L., Costa, R. C., Zara, F. J., Mantelatto, F. L., 2018. Checklist of decapods (Crustacea) from the coast of São Paulo State (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: II. Infraorder Caridea: family Alpheidae. *Zootaxa*. 4450(3), 331-358.
- Alves, D.F.R., Hirose, G.L., Barros-Alves, S.D.P., Baeza, J.A., 2017. The mating system of the symbiotic pea-crab *Dissodactylus crinitichelis* (Brachyura, Pinnotheridae): monogamy or promiscuity?. *Mar. Biol.* 164(10), 200.
- Anker, A., 2007. New species and records of alpheid shrimps, genera *Salmones* Holthuis, 1955 and *Parabetaeus* Coutière, 1897 from the tropical western Atlantic (Decapoda, Caridea). *Zootaxa*. 1653, 21–39.

Anker, A., 2012. Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species. *Zootaxa*, 3386(1), 1-109.

Anker, A., Pratama, I.S., Firdaus, M., Rahayu, D.L., 2015. On some interesting marine decapod crustaceans (Alpheidae, Laomediidae, Strahlaxiidae) from Lombok, Indonesia. *Zootaxa*, 3911(3), 301-342.

Baeza, J. A., 2008. Social monogamy in the shrimp *Pontonia margarita*, a symbiont of *Pinctada mazatlantica*, in the tropical eastern Pacific coast. *Mar. Biol.* 153(1), 387-395.

Baeza, J. A., 2010. The symbiotic lifestyle and its evolutionary consequences: social monogamy and sex allocation in the hermaphroditic shrimp *Lysmata pederseni*. *Naturwissenschaften*. 97(8), 729-741.

Baeza, J.A., Díaz-Valdés, M., 2011., The symbiotic shrimp *Ascidonia flavomaculata* lives solitarily in the tunicate *Ascidia mentula*: implications for its mating system. *Invertebr. Biol.* 130(4), 351-361.

Baeza, J.A., Stotz, W.B., 1995. Estructura poblacional del cangrejo comensal *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837)(Decapoda: Porcellanidae) sobre su hospedador habitual *Phymactis elematis* (Actiniaria) y en dos nuevos hospedadores. *Rev. Biol. Mar.* 30(2), 255-264.

Baeza, J.A., Thiel, M., 2000. Host use pattern and life history of *Liopetrolisthes mitra*, a crab associate of the black sea urchin *Tetrapygus niger*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 80(4), 639-645.

Baeza, J.A., Thiel, M., 2003. Predicting territorial behavior in symbiotic crabs using host characteristics: a comparative study and proposal of a model. *Mar. Biol.* 142(1), 93-100.

Baeza, J.A., Thiel, M., 2007. The mating system of symbiotic crustaceans: a conceptual model based on optimality and ecological constraints, in: Duffy, J.E., Thiel, M. (Eds.), *Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms*. Oxford University Press, New York, pp. 250–267.

Baeza, J.A., Guéron, R., Simpson, L., Ambrosio, L.J., 2016. Population distribution, host-switching, and chemical sensing in the symbiotic shrimp *Lysmata pederseni*: implications for its mating system in a changing reef seascape. *Coral Reefs*. 35(4), 1213-1224.

Baeza, J.A., Barros-Alves, S.D.P., Lucena, R.A., Lima, S.F.B., Alves, D.F.R., 2017. Host-use pattern of the shrimp *Periclimenes paivai* on the scyphozoan jellyfish *Lychnorhiza lucerna*: probing for territoriality and inferring its mating system. *Helgoland Mar. Res.* 71(1), 17.

Bakenhaster, M.D., McBride, R.S., Price, W.W., 2006. Life history of *Glossobius hemiramphi* (Isopoda: Cymothoidae): development, reproduction, and symbiosis with its host *Hemiramphus brasiliensis* (Pisces: Hemiramphidae). *J. Crustacean Biol.* 26(3), 283-294.

- Barroso, D., Alves, D.F.R., Hirose, G.L., 2018. Testing the resource economic monopolization hypothesis and its consequences for the mating system of *Alpheus estuariensis* (Decapoda, Caridea, Alpheidae). J. Mar. Biol. Assoc. UK. 99(3), 639-647.
- Berkenbusch, K., Rowden, A.A., 2000. Intraspecific burrow plasticity of an intertidal population of *Callianassa filholi* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in relation to environmental conditions. New Zeal. J. Mar. Fresh. 34:3, 397-408.
- Boltaña, S., Thiel, M., 2001. Associations between two species of snapping shrimp, *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). J. Mar. Biol. Assoc. UK. 81(4), 633-638.
- Bracken-Grissom, H., Widder, E., Johnsen, S., Messing, C., Frank, T., 2018. Decapod diversity associated with deep-sea octocorals in the Gulf of Mexico. Crustaceana, 91(10), 1267-1275.
- Butler, S., Bird, F.L., 2007. Estimating density of intertidal ghost shrimps using counts of burrow openings. Is the method reliable?. Hydrobiologia, 589(1), 303-314.
- Carvacho, A., 1979. Les Crevettes Carides de la mangrove guadaloupéenne. B. Mus. Hist. Nat. 4(2), 445-470.
- Christoffersen, M.L., 1982. Distribution of warm water alpheoid shrimp (Crustacea, Caridea) on the continental shelf of eastern South America between 23 and 35° Lat. S. Bol. Inst. Ocean. 31(1), 93-112.
- Christoffersen, M.L., 1984. The Western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea, Caridea) with the description of a new species. Pap. Avulsos Zool. 35, 189-208.
- Correa, C., Thiel, M., 2003. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. Rev. Chil. Hist. Nat. 76(2), 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. J. Crustacean Biol. 34(5), 593-603.
- Dorgan, K.M., Lefebvre, S., Stillman, J.H., Koehl, M.A.R., 2011. Energetics of burrowing by the cirratulid polychaete *Cirriformia moorei*. J. Exp. Biol. 214(13), 2202-2214.
- Dvoretzky, A.G., Dvoretzky, V.G., 2009. Distribution of amphipods *Ischyrocerus* on the red king crab, *Paralithodes camtschaticus*: possible interactions with the host in the Barents Sea. Estuar. Coast. Shelf S. 82(3), 390-396.
- Dworschak, P.C., Anker, A., Abed-Navandi, D., 2000. A new genus and three new species of alpheids (Decapoda: Caridea) associated with thalassinids. Ann. Nat. Mus. Wien. Ser. B Bot. Zool. 102B, 301-320.
- Dworschak, P.C., Felder, D.L., Tudge, C.C., 2012. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea), in:

- Schram, F., Klein, C.V. (Eds.), Treatise on zoology-anatomy, taxonomy, biology: the Crustacea. Brill, Leiden, pp. 109-219.
- Heller, C., 1864. Horae dalmatinae: Bericht über eine Reise nach der Ostküste des adriatischen meeres. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 14, 17-64.
- Ho, J.S., Dojiri, M., Hendler, G., Deets, G.B., 2003. A new species of Copepoda (Thaumatosyllidae) symbiotic with a brittle star from California, USA, and designation of a new order Thaumatosylloida. J. Crustacean Biol. 23(3), 582-594.
- Iribarne, O., Bortolus, A., Botto, F., 1997. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 155, 137-145.
- Jonsson, L.G., Lundälv, T., Johannesson, K., 2001. Symbiotic associations between anthozoans and crustaceans in a temperate coastal area. Mar. Ecol. Prog. Ser. 209, 189-195.
- Karplus, I., Thompson A.R., 2011. The partnership between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps, in: Patzner R.A., Van Tassell, J.L., Kovacic, M., Kapoor, B.G. (Eds.), The biology of gobies. Science, Boca Raton, pp. 559–608.
- Knwolton, N., 1980. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair-bonding snapping shrimp. Evolution. 34(1), 161-173.
- Komai, T., 2009. A new species of the alpheid shrimp genus *Salmoneus* (Decapoda, Caridea) from the Ryukyu Islands, Japan, associated with a callianassid ghost shrimp (Decapoda, Thalassinidea). Crustaceana. 82, 869-880.
- Kramer, A., Van Tassell, J.L., Patzner, R.A., 2009. A comparative study of two goby shrimp associations in the Caribbean Sea. Symbiosis, 49(3), 137-141.
- Lamarck, J.B.P. De Monet, Comte De. (1814 [1813]). Sur les polypiers empâtés. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris. 20: 294-312, 370-386, 432-458.
- Mathews, L.M., 2002a. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. Anim. Behav. 63(4), 767-777.
- Mathews, L.M., 2002b. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio, or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulatus*)?. Behav. Ecol.Sociobiol. 51(5), 426-432.
- Mathews, L.M., 2007. Evidence for high rates of in-pair paternity in the socially monogamous snapping shrimp *Alpheus angulosus*. Aquat. Biol. 1(1), 55-62.
- Miya, Y., Miyake, S., 1969. Description of *Alpheus bellulus* sp. nov. associated with gobies from Japan (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). P. Seto Mar. Biol. Lab. 16, 307-314.
- Morrissey, D.J., DeWitt, T.H., Roper, D.S., Williamson, R.B., 1999. Variation in the depth and morphology of burrows of the mud crab *Helice crassa* among different types of intertidal sediment in New Zealand. Mar. Ecol. Prog. Ser. 182, 231-242.

- Noro, C.K., Buckup, L., 2010. The burrows of *Parastacus defossus* (Decapoda: Parastacidae), a fossorial freshwater crayfish from southern Brazil. *Zoologia*, 27(3), 341-346.
- Oliveira, M.V., Costa-Souza, A.C., Guimarães, F.J., Almeida, A.O., Baeza, J.A., 2015. Observations on the life history of a rare shrimp, *Salmones carvachoi* (Crustacea: Caridea: Alpheidae), a possible simultaneous hermaphrodite. *Mar. Biodivers. Rec.* 8, 1-8.
- Oliveira, M.V., 2018. Sistema sexual e produção de embriões no camarão estuarino *Salmones carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). Master's thesis. Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Brasil.
- Oulhen, N., Schulz, B.J., Carrier, T.J. 2016. English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech, 'Die Erscheinung der Symbiose' ('De la symbiose'). *Symbiosis*. 69(3), 131-139.
- Palomar, N.E., Juinio-Meñez, M.A., Karplus, I., 2005. Behavior of the burrowing shrimp *Alpheus macellarius* in varying gravel substrate conditions. *J. Ethol.* 23(2), 173-180.
- Peiró, D.F., Baeza, J.A., Mantelatto, F. L. 2013. Host-use pattern and sexual dimorphism reveals the mating system of the symbiotic pea crab *Austinia aida* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 93(3), 715-723.
- Pescinelli, R.A., Davanzo, 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. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 97(7), 1519-1526.
- Pfaller, J.B., Alfaro-Shigueto, J., Giffoni, B., Ishihara, T., Mange, J.C., Peckham, S.H., Bjørndal, K.A., Baeza, J.A. 2014. Social monogamy in the crab *Planes major*, a facultative symbiont of loggerhead sea turtles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 461, 124-132.
- Primavera, J.H., 1997. Fish predation on mangrove-associated penaeids: the role of structures and substrate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 215(2), 205-216.
- Primavera, J.H., Leбата, J., 1995. Diel activity patterns in *Metapenaeus* and *Penaeus* juveniles. *Hydrobiologia*, 295(1-3), 295-302.
- Rahman, N., Dunham, D.W., Govind, C.K., 2003. Social monogamy in the big-clawed snapping shrimp, *Alpheus heterochelis*. *Ethology*, 109(6), 457-473.
- Ramos-Porto, M., Viana, G.F.S., Lacerda, P.R., 1994. Ocorrência de *Salmones ortmanni* (Rankin, 1898) no Nordeste brasileiro. *Rev. Nord. Zool.* 1(1), 44-60.
- Rankin, W.M. (1898) The Northrop collection of crustacea from the Bahamas. *Ann. NY. Acad. Sci.* 11, 225-254.
- Rathbun, M.J., 1901. The Brachyura and Macrura of Porto Rico. *Bull. US. Fish Comm.* 20(2), 1-127.
- Rhyne, A.L., Lin, J., 2006. A western Atlantic peppermint shrimp complex: Redescription of *Lysmata wurdemanni*, description of four new species, and remarks on *Lysmata rathbunae* (Crustacea: Decapoda: Hippolytidae). *B. Mar. Sci.* 79, 165-204.

- Ritchie, L.E., Høeg, J.T., 1981. The life history of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia: Rhizocephala) and co-evolution with its porcellanid host. *J. Crustacean Biol.* 1(3), 334-347.
- Rodrigues, S.A., Shimizu, R.M., 1992. Description of a new *Axianassa* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) from Brazil, and its first larval stage. *P. Biol. Soc. Wash.* 105, 317-323.
- Rönnbäck, P., Troell, M., Kautsky, N., Primavera, J. H., 1999. Distribution pattern of shrimps and fish among *Avicennia* and *Rhizophora* microhabitats in the Pagbilao mangroves, Philippines. *Estuar. Coast. Shelf S.* 48(2), 223-234.
- Salini, J.P., Blaber, S.J.M., Brewer, D.T., 1990. Diets of piscivorous fishes in a tropical Australian estuary, with special reference to predation on penaeid prawns. *Mar. Biol.* 105(3), 363-374.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S., Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods.* 9(7), 671.
- Skov, M.W., Hartnoll, R.G., Ruwa, R.K., Shunula, J.P., Vannini, M., Cannicci, S., 2005. Marching to a different drummer: crabs synchronize reproduction to a 14-month lunar-tidal cycle. *Ecology.* 86(5), 1164-1171.
- Soledade, G.O., Almeida, A.O., 2013. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. *Nauplius.* 21(1), 89-122.
- Takagi, K., 1957. Descriptions of some new gobioid fishes of Japan, with a proposition on the sensory line system as a taxonomic character. *J. Tokyo Univ. Fish.* 43(I), 97-126.
- Thiel, M., Zander, A., Valdivia, N., Baeza, J.A., Rueffler, C., 2003. Host fidelity of a symbiotic porcellanid crab: the importance of host characteristics. *J. Zool.* 261(4), 353-362.
- Tse, P., Nip, T.H.M., Wong, C.K., 2008. Nursery function of mangrove: A comparison with mudflat in terms of fish species composition and fish diet. *Estuar. Coast. Shelf. S.* 80(2), 235-242.
- Vaslet, A., Phillips, D.L., France, C., Feller, I.C., Baldwin, C.C., 2012. The relative importance of mangroves and seagrass beds as feeding areas for resident and transient fishes among different mangrove habitats in Florida and Belize: evidence from dietary and stable-isotope analyses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 434, 81-93.
- Vera-Caripe, J., Lira, C., Montoya, H., Hernández-Flores, X., 2015. Primer hallazgo de *Salmoneus carvachoi* anker, 2007 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) en aguas de Venezuela. *Rev. Saber.* 27(2), 347-351.
- Verrill, A.E., 1869. On the parasitic habits of Crustacea. *Am. Nat.* 3, 239-250.
- Vreys, C., Michiels, N.K., 1997. Flatworms flatten to size up each other. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 264(1388), 1559-1564.
- White, C.R., 2001. The energetics of burrow excavation by the inland robust scorpion, *Urodacus yaschenkoi* (Birula, 1903). *Aust. J. Z.* 49(6), 663-674.

- Wirtz, P., d'Udekem d'Acoz, C., 2008. Crustaceans associated with Cnidaria, Bivalvia, Echinoidea and Pisces at São Tomé and Príncipe islands. *Arq. Life Mar. S.* 25, 63-69.
- Wirtz, P., Melo, G., De Grave, S., 2009 Symbioses of decapod crustaceans along the coast of Espírito Santo, Brazil. *Mar. Biodivers. Rec.* 2(e162), 1–9.
- Xu, L., Snelling, E.P., Seymour, R.S., 2014. Burrowing energetics of the Giant Burrowing Cockroach *Macropanesthia rhinoceros*: an allometric study. *J. Insect Physiol.* 70, 81-87.
- Yanagisawa, Y. 1984. Studies on the interspecific relationship between gobiid fish and snapping shrimp. II. Life history and pair formation of snapping shrimp *Alpheus bellulus*. *P. Seto Mar. Biol. Lab.* 29, 93–116.

ARTIGO II

3 SINCRONIA REPRODUTIVA EM DUAS ESPÉCIES DE CAMARÕES SIMBIONTES

(Manuscrito formatado conforme as normas da revista *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, disponível em: <https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-the-marine-biological-association-of-the-united-kingdom/information/instructions-contributors>)

RESUMO

A sincronia reprodutiva pode ocorrer em resposta a estímulos endógenos e/ou exógenos e a diferentes pressões seletivas. O objetivo deste trabalho foi de investigar a existência de sincronia reprodutiva com o ciclo de marés dentro e entre as populações de duas espécies de camarões estuarinos do nordeste do Brasil. Foram analisados e calculados índices relativos à embriogênese (índice de estágio embrionário ou IEE) e vitelogênese (índice de estágio gonadal ou IEG). Adicionalmente, nós testamos a hipótese de desova sucessiva em ambas as espécies. Os valores do IEE (escala de 1 a 5) de *A. estuariensis* apresentaram picos acima de 3,90 apenas nas marés de sizígia de fevereiro/março e maio/junho. Os valores de IEG (escala de 1 a 4) nesta espécie apresentaram pouca variação (mínimo de 1,69 e máximo de 2,55) ao longo de todos os períodos de amostragem, não apresentando picos acima de 3. *Salmones carvachoi* apresentou picos de IEE ($\geq 4,20$) e IEG ($\geq 3,00$) apenas durante as marés de sizígia, nos intervalos de fevereiro/março, maio/junho, agosto/setembro e novembro/dezembro. Os resultados sugerem que *A. estuariensis* libera suas larvas nas marés de sizígia durante o período chuvoso e se reproduz independente do ciclo das marés. O ciclo das marés, por sua vez, influenciou tanto a liberação das larvas de *S. carvachoi* quanto seu período de cópula. Em ambas as populações o desenvolvimento dos embriões acompanha o desenvolvimento das gônadas. Sugerimos que a pressão seletiva atuante sobre o comportamento de liberação de larvas em *A. estuariensis* seja o estresse osmótico e que em *S. carvachoi* seja a predação e o estresse osmótico sinergeticamente. Por fim, concluímos que, apesar de ambas as populações compartilharem o mesmo habitat e estarem sob as mesmas influências ambientais, as mesmas possuem estratégias reprodutivas distintas.

Palavras-chave: Alpheidae, Ritmo reprodutivo, Sincronia reprodutiva, Larvas, Desenvolvimento gonadal, Desenvolvimento embrionário.

REFERENCIAL TEÓRICO

A vida, seja ela terrestre ou aquática, é regida por fenômenos naturais cíclicos, os quais são capazes de regular as atividades biológicas de procariotos, plantas, invertebrados e vertebrados, incluindo os seres humanos (Panda et al., 2002; Teng et al., 2013). Talvez os exemplos de ciclos biológicos mais intuitivos e fáceis à nossa compreensão sejam aqueles comuns à maioria dos metazoários, como os ciclos circadianos (fotoatividade das plantas e ciclo de atividades dos organismos, como ciclo sono-vigília) e os ciclos reprodutivos. Estes são apenas alguns exemplos em meio a tantas outras atividades biológicas regidas por fatores exógenos (e.g. claridade e clima; muitas vezes chamados de *zeitgeber* ou sincronizadores – Aschoff, 1960) e/ou endógenos (e.g. tamanho, longevidade, tipo de desenvolvimento, estratégia de dispersão). A periodicidade ou ritmo em que estas atividades são desempenhadas vai depender dos fatores sincronizadores que as governam. Os animais terrestres, por exemplo, têm o sol como principal sincronizador, capaz de proporcionar os ciclos claro-escuro de aproximadamente 24 h, e os ciclos sazonais, relacionados às estações do ano e às mudanças de clima e temperatura (Sharma & Chandrashekar, 2005; Tessmar-Raible et al., 2011). Por outro lado, a lua e o sol são fatores sincronizadores responsáveis por reger a vida nos ambientes costeiros (Tessmar-Raible et al., 2011; Sorek et al., 2014). Nestes ambientes, os ciclos lunar/semilunar e das marés influenciam funções fisiológicas e comportamentais importantes dos organismos, que estão, por exemplo, relacionadas ao forrageamento e reprodução (Doherty, 1983; Coughlin et al., 2001; Carvalho et al., 2013).

Quando indivíduos de uma mesma população realizam parte do ciclo reprodutivo de forma simultânea, ou seja, no mesmo espaço (ou janela) temporal, este fenômeno é definido como sincronia reprodutiva (SR) (Ims, 1990; Barrett et al., 2017). Este conceito pode abranger todo o ciclo reprodutivo, ou apenas parte dele, que inclui: fertilização, fecundação, desenvolvimento ontogenético, nascimento ou liberação e dispersão. Os fatores que favorecem a existência da SR podem estar relacionados a estímulos exógenos, endógenos ou sociais, os quais podem atuar de forma isolada ou combinada (Ims, 1990). Nos casos em que fêmeas de uma população se tornam simultaneamente receptivas num intervalo de tempo curto, por exemplo, os machos possuem poucas chances de conseguir uma cópula extrapar, uma vez que a possibilidade de encontrar fêmeas fecundadas é alta (Knowlton, 1979; Barrett et al., 2017). Por isso, é esperado que nessas situações os indivíduos apresentem comportamento monogâmico (Emlen & Oring, 1977; Knowlton, 1979). Esta estratégia permite que as fêmeas não estejam limitadas a

copularem apenas com machos dominantes da população (Barrett et al., 2017). Como forma de reduzir a vulnerabilidade a predadores, por exemplo, crustáceos misidáceos se aglomeram em cardumes (Ritz, 1994). O tamanho destes cardumes pode influenciar a estratégia reprodutiva das espécies, que podem liberar seus juvenis em sincronia, quando em pequenas aglomerações (≤ 1.000 indivíduos), ou de forma assíncrona, quando encontrado em grandes grupos (≥ 10.000 indivíduos) (Johnston & Ritz, 2001).

Independentemente do táxon estudado, diversos autores apontam de forma quase unânime os valores adaptativos associados à SR em animais aquáticos. Muitos estudos apontam a redução da predação sobre filhotes, larvas e embriões como a principal vantagem adquirida. Isto porque, os predadores possuem uma capacidade máxima de obtenção de presas por período de tempo. Sendo assim, quanto maior o número de larvas e/ou embriões liberados ao mesmo tempo, menor é a proporção de indivíduos predados (Babcock et al., 1986; Forward, 1987; Morgan & Christy, 1995, 1997; Bradbury et al., 2004; Christy, 2003, 2011; Skov et al., 2005; Santos et al., 2016). No entanto, vantagens como a otimização da fertilização dos gametas em espécies com fecundação externa, a redução da predação sobre adultos, a dispersão e a minimização do encalhe das larvas e proteção contra o dessecamento em espécies do entremarés também podem ser obtidas quando esta tática reprodutiva é utilizada (Reaka, 1976; Lobel, 1978; Babcock et al., 1986; Salmon et al., 1986; Togashi & Cox, 2001). Além disso, a exportação das larvas para longe dos estuários com auxílio da força das marés pode ser uma forma de evitar o estresse osmótico causado pela variação de salinidade nestes ambientes (Anger et al., 1994).

A escala temporal em que os ciclos reprodutivos ocorrem pode ser variável dependendo da natureza de cada estímulo que provoca a sincronia reprodutiva nas populações (ex: sazonal, lunar e diária). Por exemplo, a elevação cíclica da temperatura do mar que ocorre anualmente na Grande Barreira de Corais, na Austrália, é responsável pela desova em massa de mais de 100 espécies de corais escleractíneos (Babcock et al., 1986). Já os camarões anfídromos – espécies de água doce que durante a fase larval dependem de água salobra para se desenvolver – apresentam seu pico reprodutivo durante o período de maior pluviosidade ao longo do ano (Mossolin & Bueno, 2002; Bauer, 2013; Bertini et al., 2014). De acordo com diversos estudos, este comportamento facilita o carreamento das larvas em direção ao mar, já que as fêmeas liberam as larvas em água doce (Bertini et al., 2014), maximizando sua sobrevivência. Em populações de outros crustáceos, tais como os anomuros *Cervimunida johni* Porter, 1903, *Pleuroncodes monodon* (H. Milne Edwards, 1837) e *Coenobita cavipes* Stimpson, 1858, foi observada a liberação das larvas de forma síncrona dentro da população. As duas primeiras

apresentaram sincronia sazonal, enquanto a terceira demonstrou liberar suas larvas em sincronia com as fases lunares (Thiel et al., 2012; Doi et al., 2018). Similarmente, as diferentes fases da lua e a variação na amplitude das marés é o efeito sincronizador atuante sobre a estratégia reprodutiva de diversas espécies de braquiúros que habitam o supra e o mesolitoral (Christy, 2003, 2011).

Dentre os crustáceos, as espécies mais estudadas neste sentido são os braquiúros. Os caranguejos são excelentes modelos para se investigar como o ciclo lunar e das marés pode influenciar o ciclo reprodutivo de espécies aquáticas. Estes animais possuem uma ampla distribuição vertical na região costeira, ocupando áreas desde o infra até o supralitoral. Desta forma, espécies taxonomicamente próximas são afetadas pelo mesmo fator em diferentes intensidades. Apesar disso, muitos estudos demonstram que independente da área de distribuição (infra, meso ou supralitoral), muitas espécies de caranguejo liberam suas larvas de forma síncrona às fases lunares, variação da amplitude das marés e período do dia (Skov et al., 2005; Krinsky et al., 2009), tendo como preferência a liberação durante a noite no período de preamar durante as marés de sizígia (Morgan & Christy, 1995; Skov et al., 2005; Christy, 2011).

Os crustáceos-alvo deste estudo são dois camarões alfeídeos estuarinos que habitam galerias no sedimento em planícies de maré de estuários e manguezais. *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984 é um camarão escavador com distribuição no Atlântico Ocidental, sendo encontrado na Flórida, Golfo do México, Caribe e Brasil (Pará até Santa Catarina) (Almeida & Mantelatto, 2013). Esta espécie constrói complexas galerias que são frequentemente encontradas em planícies de maré entre as raízes de mangue (Almeida et al., 2012; Barroso et al., 2018). Contudo, podem ser encontrados sob-rochas e no interior de troncos de árvores em profundidades de até 22 m (Almeida et al., 2012). O único estudo existente sobre produção de ovos nessa espécie mostrou que ela se reproduz ao longo de todo o ano, com picos sazonais (Costa-Souza et al., 2014). *Salmones carvachoi* Anker, 2007 é um camarão alfeídeo hermafrodita protândrico simultâneo (HPS – Oliveira, 2018), com distribuição registrada na Flórida, Península de Iucatã (México), Guadalupe, Venezuela, e registros em alguns estados brasileiros (Paraíba até São Paulo - Anker, 2007; Almeida et al., 2012, 2018; Almeida & Mantelatto, 2013; Vera-Caripe et al., 2015). Os registros apontam que esta espécie pode ser encontrada em galerias escavadas por crustáceos decápodos maiores (dentre elas as de *A. estuariensis*) na zona entremarés de estuários e manguezais, sob-rochas e em cascalho de coral em profundidades que variam desde 0,3 a 22 m (Anker, 2007, 2010; Oliveira et al., 2015). Indivíduos desta espécie foram observados em quase todos os meses do ano (nove dos 13 meses de amostragem) em planícies de maré localizadas em Ilhéus, sul da Bahia, nordeste do Brasil

sendo possível verificar a ocorrência de indivíduos ovígeros em sete meses (Oliveira et al., 2015).

Considerando as informações previamente apresentadas, sabemos que a sincronia reprodutiva pode ocorrer em resposta a estímulos endógenos e/ou exógenos e a diferentes pressões seletivas. Considerando que *A. estuariensis* e *S. carvachoi* são camarões estuarinos que vivem em ambiente sob influência do ciclo das marés é possível que a variação na amplitude das mesmas em função do ciclo lunar possa influenciar a estratégia reprodutiva destes camarões. Além disso, estas duas espécies são comumente encontradas compartilhando a mesma galeria (Costa-Souza et al., 2014; Oliveira et al., 2015; Barroso, 2018; Oliveira, 2018; ver resultados do capítulo 1). Estudos anteriores indicaram a existência de sincronia reprodutiva entre camarões escavadores de duas espécies de *Alpheus* Fabricius, 1798, *Alpheus bellulus* Miya & Miyake, 1969 e *Alpheus inca* Wicksten & Méndez, 1981, e seus respectivos inquilinos, o peixe gobiídeo *Amblyeleotris japonica* Takagi, 1957 e o camarão alfeídeo *Alpheopsis chilensis* Coutière, 1897 (Yanagisawa, 1984; Boltaña & Thiel, 2001). Este tipo de comportamento aumenta as chances de sobrevivência dos inquilinos, pois os hospedeiros são capazes de construir suas galerias logo após o assentamento, oferecendo refúgio para os juvenis da espécie inquilina (Yanagisawa, 1984). Portanto, o objetivo deste trabalho foi de investigar a existência de sincronia reprodutiva dentro e entre as populações de *A. estuariensis* e *S. carvachoi*, através da análise de aspectos reprodutivos como vitelogênese e embriogênese. Assim sendo, nós (1) investigamos se a variação da amplitude das marés influencia o período em que as fêmeas se tornam sexualmente receptivas; (2) se a variação da amplitude das marés influencia o período em que as larvas são liberadas; e (3) se os indivíduos de *A. estuariensis* e *S. carvachoi* encontrados coabitando a mesma galeria se encontravam na mesma condição reprodutiva. Adicionalmente, nós testamos a hipótese de desova sucessiva em ambas as espécies. Para isso, nós investigamos se o desenvolvimento embrionário ocorre de forma independente ao desenvolvimento gonadal. Se as espécies realizam desovas sucessivas, após a realização de cada muda é esperado que o desenvolvimento embrionário acompanhe o desenvolvimento gonadal (Bauer & Newman, 2004).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O Rio Massangana (8°21'38.82"S 34°58'11.82"O – Fig. 12) está localizado entre os limites dos municípios de Cabo de Santo Agostinho e Ipojuca, Pernambuco, nordeste do Brasil. Junto com o Rio Tatuoca, formam a Baía de Suape (8°22'4.95"S 34°57'20.30"O – Figura 1),

onde está situado o Complexo Industrial Portuário de Suape. O estuário tem como bioma predominante o manguezal com temperatura da superfície do mar média de 26,5°C (INMET, 2018). De acordo com a classificação atualizada de Koppen-Geiger, o clima da região é tropical com verão seco (Kottek et al., 2006), com pluviosidade anual acumulada de 2168,4 mm (INMET, 2018). O local está submetido ao regime de marés semidiurnas, caracterizadas como mesomarés (amplitude de até 2,7m – De Souza Pereira et al., 2016).



Fig. 12. Planície de maré localizada no Rio Massangana no município do Cabo de Santo Agostinho, Pernambuco, Brasil. A foto à esquerda foi tirada durante o período de maré de quadratura e a foto à direita foi tirada durante o período da maré de sizígia. As fotos mostram a mesma localidade em duas perspectivas diferentes.

Procedimentos de amostragem

Os camarões das espécies *A. estuariensis* e *S. carvachoi* foram coletados em planícies de maré localizadas no Rio Massangana, durante o período de baixa-mar. As amostragens ocorreram durante as luas nova, crescente, cheia e minguante subsequentes, a cada três meses, totalizando 16 amostragens. Os meses de amostragem foram fevereiro e março, maio e junho, agosto e setembro e novembro e dezembro de 2018. Para obtenção dos camarões, foram bombeadas galerias de *A. estuariensis* (50 galerias por amostragem em cada fase lunar, totalizando 800 galerias ao longo do estudo) utilizando bombas de sucção do tipo *yabby pump*. A triagem do sedimento coletado foi realizada em campo com auxílio de peneiras e os organismos obtidos foram acondicionados em frascos plásticos separados (um frasco por galeria) contendo água do estuário para serem transportados ao laboratório.

Protocolo em laboratório

Em laboratório, os indivíduos foram anestesiados em gelo e, posteriormente, fixados em formol a 4%. Os indivíduos coletados foram fotografados e medidos com auxílio do software ImageJ 1.4 (Schneider et al., 2012). Os indivíduos de *A. estuariensis* foram diferenciados entre

machos e fêmeas considerando a presença (machos) ou ausência (fêmeas) do apêndice masculino no segundo par de pleópodos. Por outro lado, *S. carvachoi* é uma espécie hermafrodita protândrica simultânea, em que todos os indivíduos apresentam apêndice masculino (Oliveira et al., 2015). Neste tipo de sistema sexual, indivíduos são recrutados como machos e com passar do tempo se tornam hermafroditas com testículos e ovários funcionais (Bauer & Holt, 1998). A classificação entre indivíduos jovens e adultos foi feita com base no comprimento de carapaça (CC) da menor fêmea e hermafrodita ovígera. Sendo assim, camarões com CC menor do que a menor fêmea e hermafrodita ovígera foram considerados juvenis (em *A. estuariensis*) e machos (em *S. carvachoi*). Apenas camarões classificados como fêmea ou hermafrodita ($CC \geq$ menor indivíduo ovígero) foram avaliados quanto ao desenvolvimento dos ovários e dos embriões, quando presente.

A fim de investigar a existência de sincronia reprodutiva em *A. estuariensis* e *S. carvachoi* foi estimado, através de índices, o período em que as fêmeas estariam sexualmente receptivas, ou seja, próximo ao momento de cópula, e o período de liberação das larvas no ambiente. A condição reprodutiva de fêmeas adultas e hermafroditas foi analisada por meio do grau de desenvolvimento das gônadas e dos embriões. A classificação das gônadas foi realizada considerando apenas as características macroscópicas como tamanho e coloração. Este método se mostrou eficiente quando comparado com análises histológicas (Machado et al., 2009). As gônadas foram classificadas em quatro estágios: I – esgotada; II – pouco desenvolvida; III – desenvolvimento intermediário; IV – madura (Figuras 13 e 14). A análise foi realizada por meio de transparência da carapaça. Quando isso não foi possível, os animais foram dissecados e o grau de desenvolvimento das gônadas diretamente avaliado.

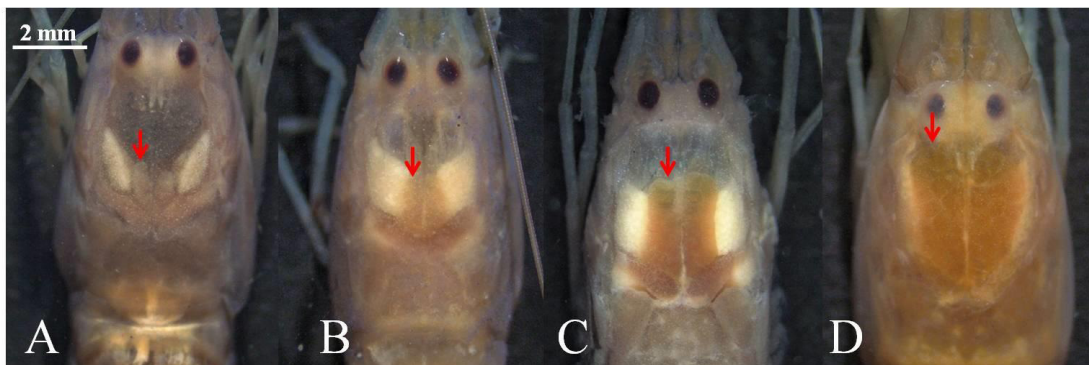


Fig. 13. Estágios de desenvolvimento das gônadas de *Alpheus estuariensis*. Da esquerda para a direita estão representadas: (A) gônada esgotada; (B) gônada pouco desenvolvida; (C) gônada com desenvolvimento intermediário; e (D) gônada madura. As setas vermelhas indicam a região gonadal anterior.

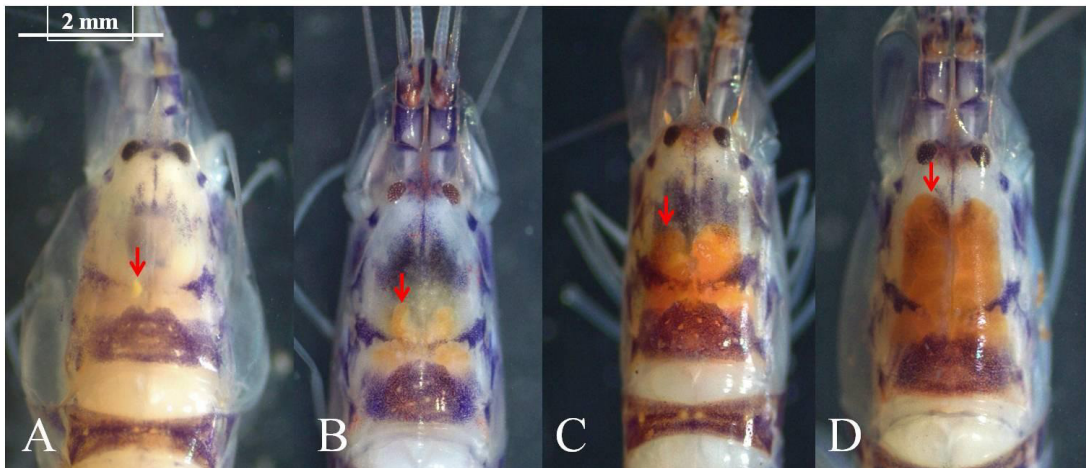


Fig. 14. Estágios de desenvolvimento das gônadas de *Salmoneus carvachoi*. Da esquerda para a direita estão representadas: (A) gônada esgotada; (B) gônada pouco desenvolvida; (C) gônada com desenvolvimento intermediário; e (D) gônada madura. As setas vermelhas indicam a região gonadal anterior.

Para estimar a sincronia em relação ao desenvolvimento embrionário foi estimado o grau do desenvolvimento dos embriões das duas espécies. Para isto, foram retiradas, quando possível, amostras de 20 ovos de cada fêmea/hermafrodita, cujo grau de desenvolvimento foi estimado pela classificação de Skov et al. (2005), com adaptações. Sendo assim, o desenvolvimento embrionário foi classificado em cinco estágios: I – ovos recém-postos com vitelo homogêneo; II – vitelo ocupando a maioria do ovo sem vestígios dos olhos; III – pigmento dos olhos visível; IV – olhos bem formados e apêndices visíveis (Figuras 15 e 16); V – não ovígero. Foi possível observar ovos anômalos em ambas as espécies, os quais apresentavam coloração esbranquiçada e tamanho incomum (Figura 17). Indivíduos que portavam apenas ovos anômalos foram desconsiderados da análise de condição ovígera. Nos casos em que os indivíduos portavam ovos normais e anômalos, os ovos normais foram considerados na análise de condição ovígera.

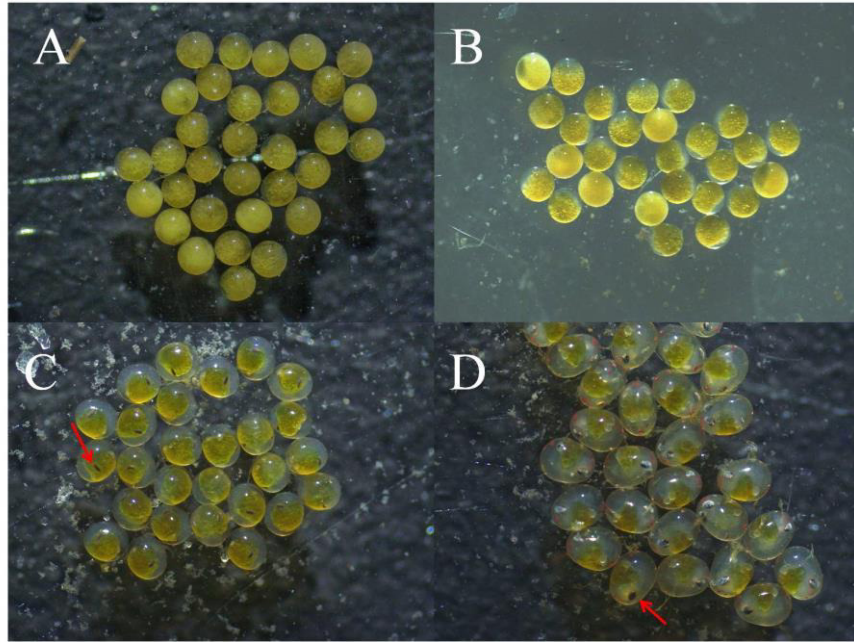


Fig. 15. Estágios de desenvolvimento embrionário de *Alpheus estuariensis*: (A) – estágio I; (B) estágio II; (C) – estágio III; (D) – estágio IV. As setas vermelhas indicam olhos vestigiais (C) e olhos bem desenvolvidos (D).

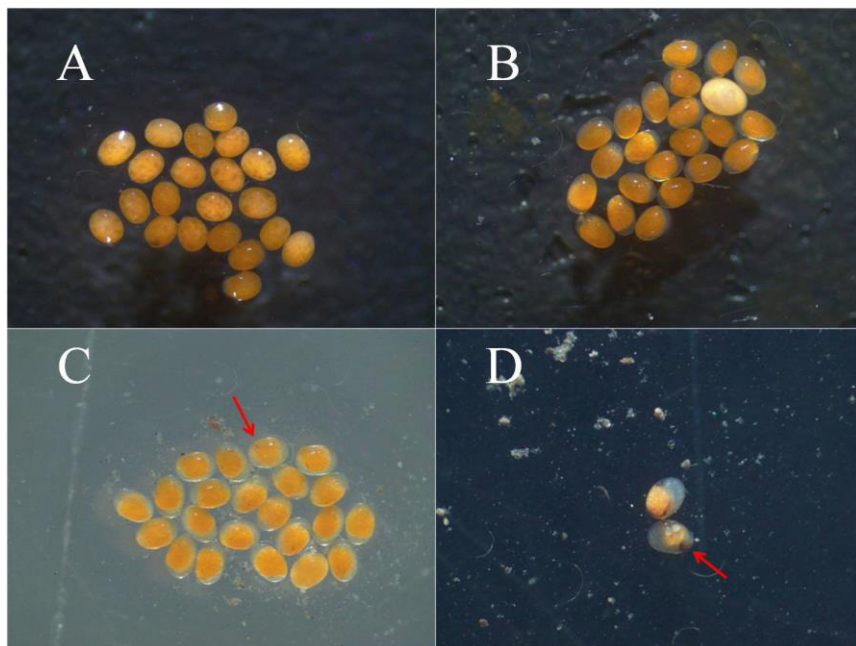


Fig. 16. Estágios de desenvolvimento embrionário de *Salmoneus carvachoi*: (A) – estágio I; (B) estágio II; (C) – estágio III; (D) – estágio IV. As setas vermelhas indicam olhos vestigiais (C) e olhos bem desenvolvidos (D).

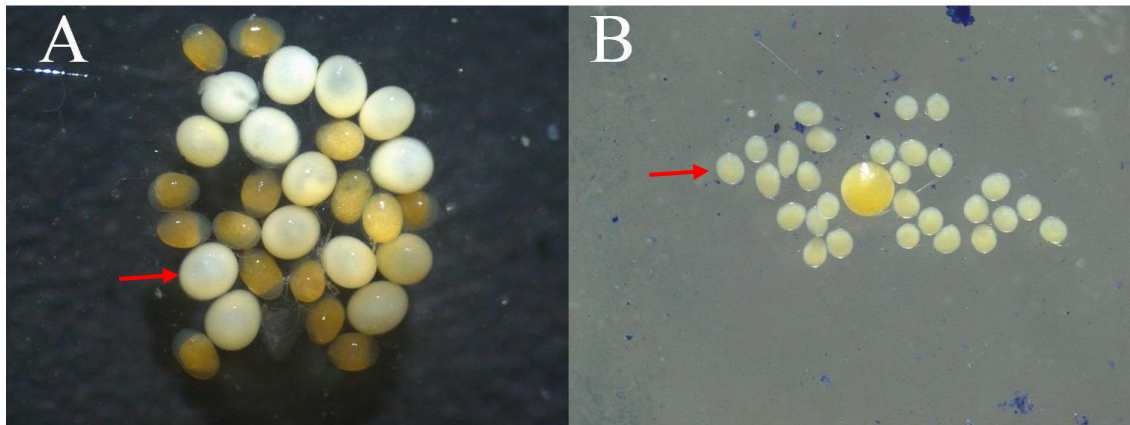


Fig. 17. Ovos normais e anormais de (A) *Salmoreus carvachoi* e (B) *Alpheus estuariensis*. As setas apontam para os ovos anormais que são visualmente maiores que os normais em *S. carvachoi* e menores em *A. estuariensis*.

Análise de Dados

Outros estudos com crustáceos utilizaram análises circulares ou de séries temporais para investigar o período preferencial de desova das espécies (Ziegler & Forward, 2005; Kimisky et al., 2009). Não foi possível realizar este tipo de análise no presente estudo, uma vez que o período de amostragem ocorreu em intervalos de tempos variáveis (Skov et al., 2005).

A fim de investigar a existência de sincronia reprodutiva com o ciclo das marés em *A. estuariensis* e *S. carvachoi* foi calculado o índice de estágio embrionário (IEE) e o índice de estágio gonadal (IEG), conforme indicado por Skov et al. (2005). O cálculo dos índices foi realizado de acordo com a equação a seguir:

$$\text{IEE} = \frac{1n_1 + 2n_2 + \dots + in_i}{N}$$

Em que i é o estágio embrionário, n_i o número de fêmeas carregando ovos naquele estágio e N é o número total de fêmeas adultas. Resultados próximos a 4 e 5 indicam o período de liberação das larvas (Skov et al., 2005). Os dados da tábua de marés foram obtidos no site do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE), considerando a estação mais próxima possível da localidade de amostragem (Porto de Suape).

Para inferir o período em que as fêmeas estavam aptas à reprodução ou receptivas foi calculado o índice de estágio gonadal (IEG) utilizando a mesma fórmula do IEE. Valores próximos de 4 indicam o período em que as fêmeas estão com suas gônadas maduras e, portanto, aptas a se reproduzirem. Os dados foram comparados levando em consideração os períodos lunares e meses do ano.

Com objetivo de investigar a existência de sincronia reprodutiva entre os indivíduos das duas espécies, foi realizada uma análise comparativa do grau de desenvolvimento de gônadas e dos embriões entre os camarões encontrados coabitando a mesma galeria. Em alguns casos, mais de uma fêmea e/ou hermafrodita ocupavam a mesma galeria. Nestas situações, a sincronia foi investigada par a par considerando todas as fêmeas e hermafroditas associadas.

A hipótese de independência entre o grau de desenvolvimento embrionário e grau de desenvolvimento das gônadas, para *A. estuariensis* e *S. carvachoi*, foi avaliada com o teste-G, com correção de Williams, indicado nos casos em que parte dos dados apresentem valores esperados menores que 5 (McDonald, 2014). Se as espécies realizarem desovas sucessivas após a realização de cada muda é esperado que o desenvolvimento embrionário acompanhe o desenvolvimento gonadal (Bauer & Newman, 2004).

RESULTADOS

No total, foram analisadas 387 fêmeas de *A. estuariensis* e 329 hermafroditas de *S. carvachoi*, das quais 299 e 197 portavam ovos, respectivamente. As menores fêmeas de *A. estuariensis* e de *S. carvachoi* (hermafroditas) ovígeras mediram 6,86 e 3,85 mm de CC, respectivamente. Foram observados indivíduos ovígeros nas duas espécies ao longo de todos os períodos de amostragem, carregando ovos em todos os estágios de desenvolvimento embrionário (Tabela 2). Ovos anômalos foram observados em 16% das fêmeas e 5% dos hermafroditas (Tabela 2).

Tabela 2. Número de fêmeas de *Alpheus estuariensis* e hermafroditas de *Salmonus carvachoi* observadas incubando ovos, considerando todos os períodos de coleta (fevereiro e março, maio e junho, agosto e setembro, novembro e dezembro). Os estágios dos ovos se referem ao grau de desenvolvimento embrionário, sendo estágio I ovos recém-postos com vitelo homogêneo e IV ovos com embriões bem desenvolvidos e próximos da eclosão.

	Estágio I	Estágio II	Estágio III	Estágio IV	Ovos anômalos	Total
<i>A. estuariensis</i>	127	21	18	71	62	299
<i>S. carvachoi</i>	152	24	1	4	16	197

As populações de ambas as espécies demonstraram sofrer influência, ainda que parcial, do ciclo das marés ao longo de seu ciclo reprodutivo. Nos períodos de fevereiro/março e maio/junho *A. estuariensis* mostrou uma tendência em liberar suas larvas nas marés de sizígia (valores ao redor de 4), demonstrando sincronia semilunar (Figura 18); durante os quatro picos observados neste período (luas novas de fevereiro e maio e luas cheias de março e junho), 63, 56, 55 e 43% das fêmeas observadas, respectivamente, não incubavam ovos. Após este período, o valor máximo obtido foi de 3,56 na lua cheia de agosto. Os valores calculados do IEE para *A.*

estuariensis não ultrapassaram 3,04 durante as marés de quadratura (Figura 18). *Salmones carvachoi* não apresentou nenhum padrão cíclico definido de período de liberação das larvas. Contudo, todos os valores do IEE acima de quatro foram registrados apenas em marés de sizígia, durante a lua nova de fevereiro, setembro e dezembro e na lua cheia de março. Nestes períodos, os valores do IEE calculado foram de 4,56; 4,20; 4,77; e 4,38 (Figura 19), quando foram observadas 89, 92, 75 e 80% de hermafroditas não ovíferas. Apenas nas coletas realizadas no intervalo entre maio e junho não foram observados valores de IEE acima de 4. O máximo obtido neste intervalo foi de 3,62 na lua cheia de maio. Considerando apenas os períodos de maré de quadratura, o IEE calculado para *S. carvachoi* não ultrapassou 3,11, observado na lua minguante de setembro (Figura 19).

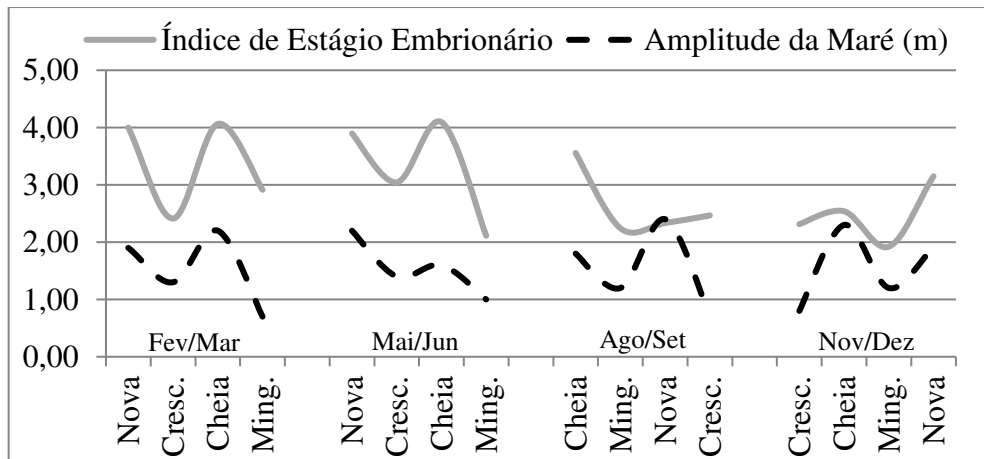


Fig. 18. Índice de estágio embrionário de *Alpheus estuariensis* em cada um dos períodos lunares. A linha pontilhada indica a amplitude da maré registrada nos dias em que foram realizadas as amostragens. Para isso, calculou-se a diferença entre a baixa-mar registrada no período de amostragem dos camarões e a preamar subsequente.

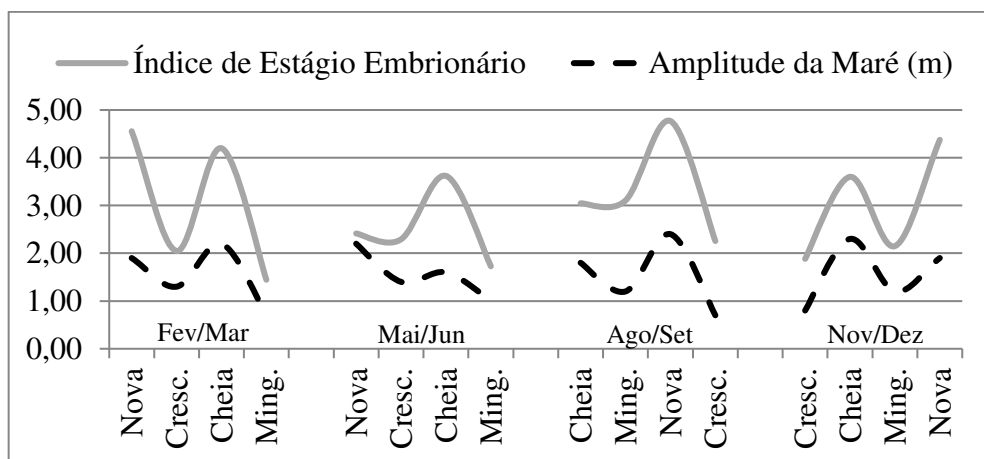


Fig. 19. Índice de estágio embrionário de *Salmones carvachoi* em cada um dos períodos lunares. A linha pontilhada indica a amplitude da maré registrada nos dias em que foram realizadas as amostragens. Para isso, calculou-se a diferença entre a baixa-mar registrada no período de amostragem dos camarões e a preamar subsequente.

Foram observadas fêmeas de *A. estuariensis* com gônadas nos quatro graus de desenvolvimento em todos os períodos de amostragem. Em *S. carvachoi* apenas os estágios III

e IV foram observados em todos os períodos de coleta. Não foi possível observar gônadas esgotadas (estágio I) de *S. carvachoi* na lua cheia de março, na lua nova de setembro, nas luas crescente e cheia de novembro e na lua nova de dezembro. Os valores de IEG obtidos para *A. estuariensis* não demonstraram nenhum padrão cíclico. Nesta espécie o IEG não superou o valor de 3 em nenhuma das amostragens realizadas, tendo variado entre 1,69 na lua minguante de junho e 2,55 na lua crescente de maio (Figura 20). Em *S. carvachoi*, os valores de IEG calculados indicaram ciclicidade. Os valores variaram entre 2,29 na lua minguante de março e 3,69 na lua nova de setembro (Fig. 21). Todos os valores de IEG acima de 3 em *S. carvachoi* foram obtidos durante as amostragens nas marés de sizígia, exceto na lua cheia de agosto, quando este valor foi de 2,76 (Fig. 21). O IEG máximo calculado durante as marés de quadratura foi 2,88 durante a lua crescente de novembro (Figura 21).

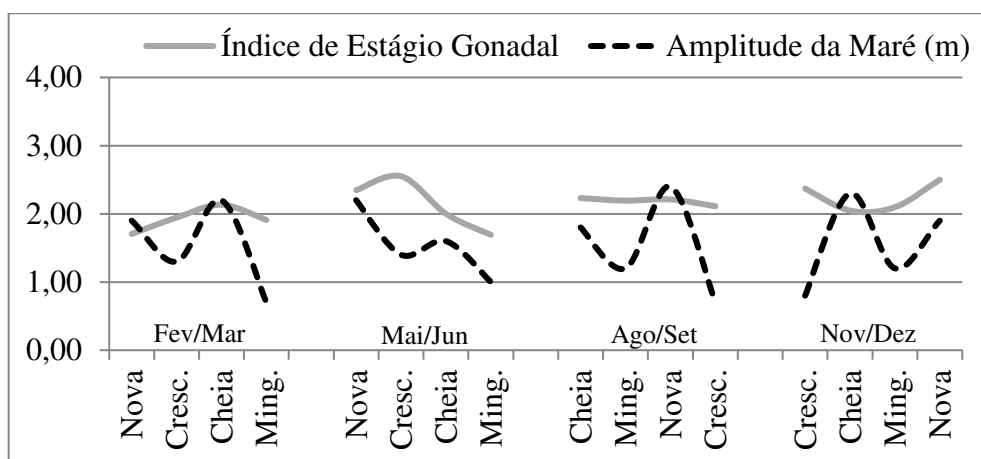


Fig. 20. Índice de estágio gonadal de *Alpheus estuariensis* em cada um dos períodos lunares. A linha pontilhada indica a amplitude da maré registrada nos dias em que foram realizadas as amostragens. Para isso, calculou-se a diferença entre a baixa-mar registrada no período de amostragem dos camarões e a preamar subsequente.

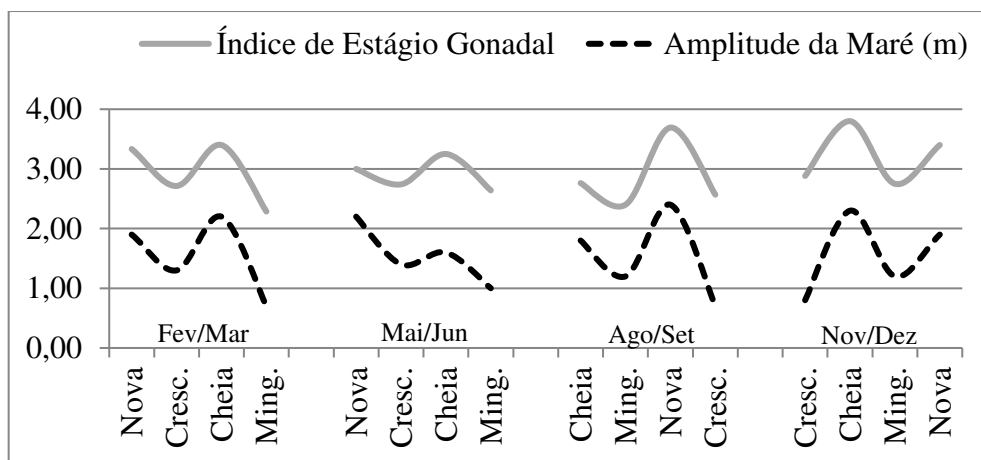


Fig. 21. Índice de estágio gonadal de *Salmoreus carvachoi* em cada um dos períodos lunares. A linha pontilhada indica a amplitude da maré registrada nos dias em que foram realizadas as amostragens. Para isso, calculou-se a diferença entre a baixa-mar registrada no período de amostragem dos camarões e a preamar subsequente.

Foram observadas hermafroditas de *S. carvachoi* associados a fêmeas adultas de *A. estuariensis* em 124 das 800 galerias amostradas. Foram observadas fêmeas e hermafroditas incubando ovos no mesmo estágio de desenvolvimento embrionário em 44 ocasiões (42 incubando ovos em estágio I; um em estágio II; e um em estágio IV – Tabela 3). Em 11 galerias foram observadas fêmeas e hermafroditas não ovígeras e em 99 ocasiões os indivíduos não apresentavam sincronia relacionada ao estágio de desenvolvimento dos ovos. Em 42 galerias as fêmeas e hermafroditas estavam com as gônadas no mesmo grau de desenvolvimento (nove no estágio I; seis no estágio II; 18 no estágio III; e nove no estágio IV), enquanto 128 não estavam sincronizadas em relação a este fator (Tabela 4).

Tabela 3. Número de galerias em que foram observadas hermafroditas de *Salmoneus carvachoi* associadas às fêmeas de *Alpheus estuariensis*. Os dados indicam se os indivíduos estavam na mesma condição reprodutiva, relacionada ao grau de desenvolvimento (estágio) dos ovos. Os indivíduos, quando sincronizados foram distinguidos em: não ovígeros; carregando ovos em estágio I; II; III; IV. A categoria “não sincronizado” indica que os indivíduos encontrados associados carregavam ovos em diferentes estágios de desenvolvimento.

<i>Alpheus estuariensis</i>	<i>Salmoneus carvachoi</i>	N	Total	%
Não ovígera	Não ovígera	11	11	7
Ovos estágio I	Ovos estágio I	42	44	29
Ovos estágio II	Ovos estágio II	1		
Ovos estágio III	Ovos estágio III	0		
Ovos estágio IV	Ovos estágio IV	1		
Não sincronizado		99	99	64

Tabela 4. Número de galerias em que foram observadas hermafroditas de *Salmoneus carvachoi* associadas às fêmeas de *Alpheus estuariensis*. Os dados indicam se os indivíduos estavam na mesma condição reprodutiva, relacionada ao grau de desenvolvimento (estágio) das gônadas. Os indivíduos, quando em sincronia, foram distinguidos entre Gônadas em estágio I, II, III e IV, e não sincronizado quando os indivíduos apresentavam gônadas em estágio diferentes.

<i>Alpheus estuariensis</i>	<i>Salmoneus carvachoi</i>	N	Total	%
Gônadas estágio I	Gônadas estágio I	9	42	25
Gônadas estágio II	Gônadas estágio II	6		
Gônadas estágio III	Gônadas estágio III	18		
Gônadas estágio IV	Gônadas estágio IV	9		
Não sincronizado		128	128	75

Quando analisada a relação entre estágio de desenvolvimento dos embriões e das gônadas, observou-se que há dependência entre eles em *A. estuariensis* e *S. carvachoi*, respectivamente (teste G: $\chi^2 = 117,10$; gl = 9, $P < 0,001$; e $\chi^2 = 31,90$; gl = 9, $P < 0,001$, com correção de Williams, respectivamente – Figuras 22 e 13). Contudo, devemos ser cautelosos em relação ao resultado de *S. carvachoi*, pois o número de indivíduos encontrado incubando

ovos no estágio III e IV (um e quatro, respectivamente) foi baixo comparado com a amostra total.

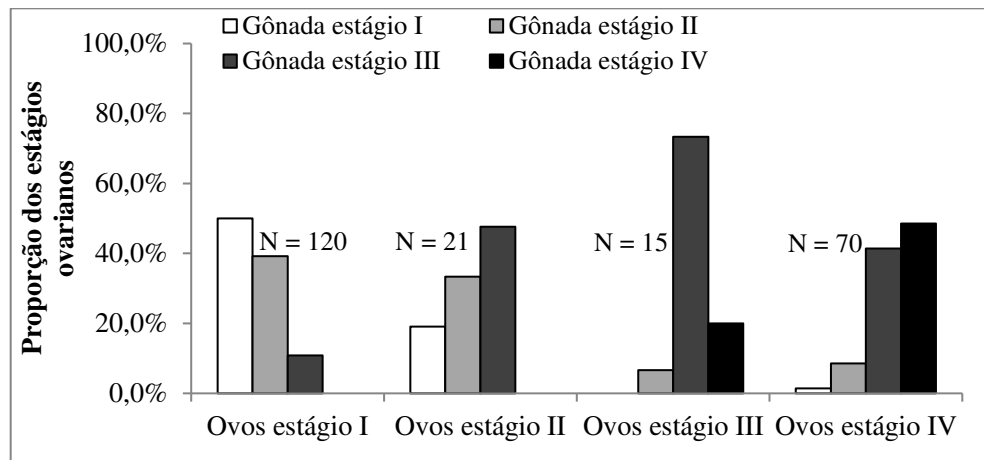


Fig. 22. Grau de desenvolvimento gonadal (estágios) observado em fêmeas de *Alpheus estuariensis* incubando ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário.

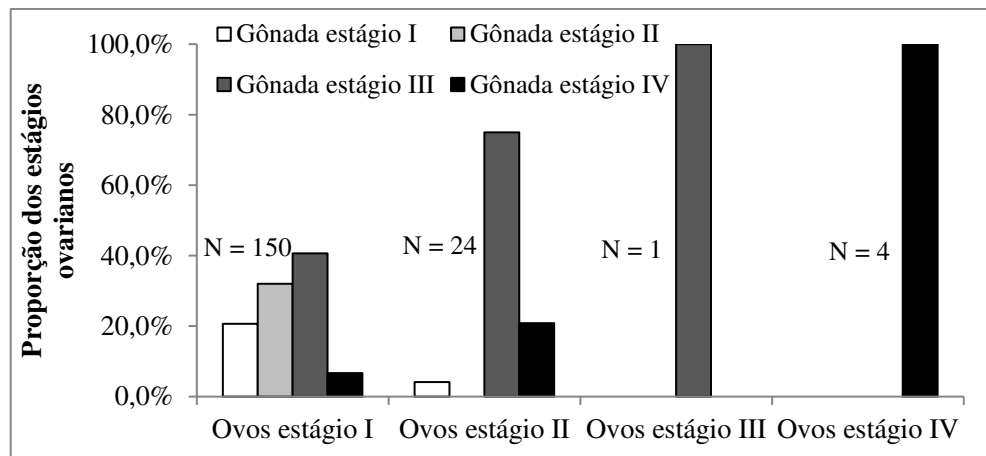


Fig. 23. Grau de desenvolvimento gonadal (estágios) observado em hermafroditas de *Salmoneus carvachoi* incubando ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário.

DISCUSSÃO

Os dados obtidos sugerem que há influência do ciclo das marés sobre o comportamento de liberação das larvas de *Alpheus estuariensis* e *Salmoneus carvachoi*, apesar de terem sido observadas variações ao longo dos períodos amostrados. Mesmo apresentando variações, os picos do IEE observados nas duas espécies ocorreram sempre durante as marés de sizígia (lua nova e/ou cheia). Este comportamento, observado em espécies estuarinas e costeiras (distribuídas do infra ao supralitoral), está relacionado à estratégia de exportação das larvas (Anger, 2003; Krinsky et al., 2009). As larvas, apesar de apresentarem comportamento natatório ativo, quando liberadas durante as marés de sizígia são transportadas com maior facilidade para longe do ambiente parental devido à força das correntes, favorecendo a

dispersão larval em direção à região costeira (Anger et al., 1994). A exportação das larvas para longe dos estuários pode ser uma resposta às pressões seletivas de estresse osmótico e predação (Anger et al., 1994; Morgan & Christy, 1995). Vale considerar que uma hipótese não necessariamente exclui a outra.

Os ambientes estuarinos, como manguezais e planícies de maré, são amplamente conhecidos como área de berçário de juvenis de diversas espécies de peixes que, em sua maioria, são zooplantívoros (Morgan, 1990; Morgan & Christy, 1995; Mumby et al., 2004; Tse et al., 2008). A liberação de larvas envolve dois aspectos importantes para o sucesso reprodutivo: dificultar a predação e otimizar a dispersão. A exportação das larvas para regiões adjacentes ao estuário, portanto, é uma forma de evitar a ação de predadores e, por consequência, maximiza a dispersão das larvas (Morgan & Christy, 1997; Anger et al., 2015). Alternativamente, as larvas de espécies que se desenvolvem nos estuários apresentam características morfológicas de defesa (espinhos longos e/ou maior tamanho) que aumentam suas chances de sobrevivência (Morgan, 1990). Experimentalmente, Charpentier et al. (2017) demonstraram que larvas do caranguejo *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) quando cultivadas em contato com sinal químico de predadores incrementam o tamanho de seu espinho em até 3%, reforçando a função adaptativa dos longos espinhos em larvas de caranguejos estuarinos. Larvas com longos espinhos não são comuns entre os camarões carídeos (Guerao & Cuesta, 2014). Seguindo esta característica, *A. estuariensis* e espécies cogenéricas estuarinas, apresentam larvas morfológicamente simples e sem nenhuma característica antipredatória (Yang & Kim, 1998, 2002; Pires et al., 2008; Pescinelli et al., 2017). Apesar de não haver na literatura nenhum registro morfológico de larvas de espécies de *Salmones*, outras espécies da família Alpheidae Rafinesque, 1815 possuem estágios larvais morfológicamente similares aos das espécies de *Alpheus* investigadas até o momento (e.g. *Synalpheus williamsi* Ríos & Duffy, 1999 – Ríos & Duffy, 1999; *Athanas nitescens* (Leach, 1813) – Bartilotti et al., 2005). Portanto, é possível que a liberação das larvas de *A. estuariensis* e *S. carvachoi* durante as marés de sizígia seja uma estratégia utilizada para fugir de possíveis predadores.

Além da predação, o estresse fisiológico que estas larvas estão sujeitas pode ter selecionado o comportamento de liberação das larvas durante as marés de sizígia em *A. estuariensis* e *S. carvachoi*. A salinidade, por si só, é um fator chave para a sobrevivência e desenvolvimento larval de decápodos (Choudhury, 1971; Anger & Charmantier, 2000; Anger, 2003). Grandes variações de salinidade podem exigir um gasto excessivo de energia em processos osmorregulatórios, causando o retardo do desenvolvimento larval em espécies com baixa capacidade osmorregulatória (Torres et al., 2011; Anger et al., 2015). Consequentemente,

espécies com larvas estenoalinas, se tornam mais propensas a serem predadas por animais zooplactívoros. Devido às típicas flutuações de salinidade encontradas em regiões estuarinas, a permanência das larvas nestes ambientes pode ser desvantajosa, enquanto o ambiente marinho, mais estável, pode ser um local favorável à sobrevivência e desenvolvimento destes animais. Sandifer (1975) identificou que além da exportação, algumas espécies adotam como estratégia de recrutamento a retenção das larvas nos estuários. Este tipo de estratégia é observado em espécies com larvas eurialinas (e.g., *Sesarma curacaoense* de Man, 1892) e, portanto, conseguem manter seu desenvolvimento estável mesmo em ambientes com grandes flutuações de salinidade (Torres et al., 2011). Com isto, uma hipótese alternativa para explicar a liberação de larvas de *A. estuariensis* e *S. carvachoi* durante os períodos com maior amplitude de marés (durante as luas nova e cheia) seria a baixa tolerância destes indivíduos a grandes flutuações de salinidade.

Na porção mais a jusante do Rio Massangana foi observada uma variação na salinidade entre 19,75 em julho de 2015 e 37,20 em abril de 2016, com maiores salinidades (e menor variação) no período seco (Cordeiro et al., 2018). O regime de chuvas aumenta a descarga de água doce nos estuários, causando a diluição do meio e, consequente, diminuição da salinidade (Cordeiro et al., 2018). Ao contrário disto, durante o período seco as concentrações de sal na água permanecem estáveis. O intervalo com os menores acúmulos de precipitação (período seco) no ano de 2018, na região, ocorreu entre os meses de agosto e dezembro (APAC – Figura 24). Este intervalo coincide com o espaço de tempo em que não foi observado influência do ciclo das marés no período de liberação das larvas em *A. estuariensis*. Considerando estes fatos, é possível que *A. estuariensis* responda sazonalmente à influência das marés, apresentando comportamentos diferentes entre os períodos seco e chuvoso. Diferentes espécies de caranguejos, por exemplo, apresentam plasticidade comportamental em relação à liberação de suas larvas. Isto indica que estas espécies possuem a capacidade de ajustar o período de liberação das larvas de acordo com flutuações ambientais (e.g., alteração nas marés – Morgan & Christy, 1994; e temperatura – Kerr et al., 2014) como forma de mitigar os efeitos negativos causados por estas variações. Portanto, uma possível explicação para a existência de sazonalidade no comportamento de liberação de larvas em *A. estuariensis*, é que talvez o estresse osmótico seja uma força seletiva mais forte do que a predação nas larvas desta população. Em contrapartida, houve sincronia de liberação de larvas em *S. carvachoi* mesmo nos meses mais secos. Isto pode ser um indicativo de que a predação e o estresse osmótico possam ser duas forças seletivas atuando em sinergia sobre as larvas desta população.

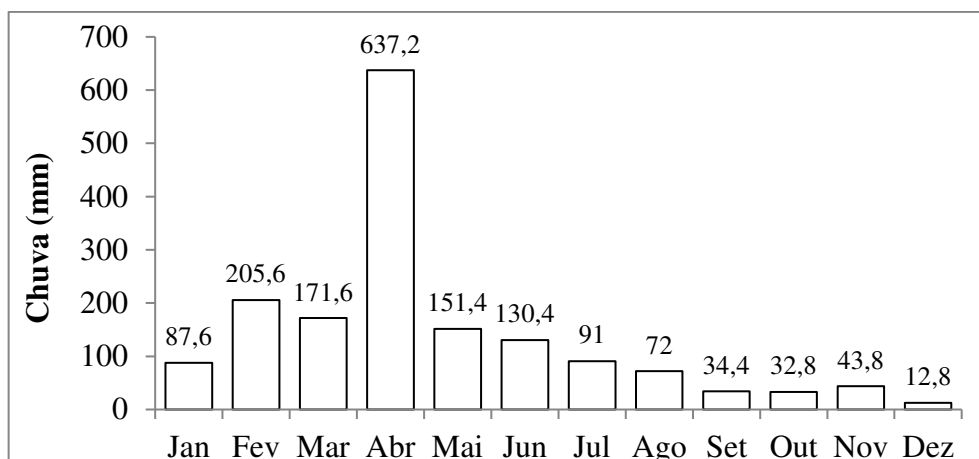


Fig. 24. Dados de precipitação acumulada mensal referente ao ano de 2018. Os dados foram obtidos no site da Agência Pernambucana de Águas e Clima (APAC - <http://www.apac.pe.gov.br/sighpe>) e são provenientes do Posto Pluviométrico Ipojuca (Suape) - PCD.

O desenvolvimento gonadal em crustáceos é regulado por neuropeptídeos e peptídeos produzidos, principalmente, no pedúnculo ocular (hormônio inibidor da vitelogênese – VIH) e nos gânglios cerebrais e torácicos, respectivamente (fator estimulante da gônada – GSF) (Nagaraju, 2011). A regulação endócrina, contudo, parece estar intimamente relacionada a estímulos ambientais (e.g., temperatura – Carmona-Osalde et al., 2003 e salinidade – Nagaraju & Borst, 2008). Estudos mostram que as variações ambientais podem acelerar ou retardar o processo de maturação das gônadas nestes animais, possibilitando que eles estejam aptos a reproduzir em momentos propícios à sobrevivência, desenvolvimento e dispersão das formas jovens (Gutiérrez-Yurrita & Montes, 1999; Carmona-Osalde et al., 2003). Portanto, a observação de indivíduos com gônadas maduras na população pode ser um indicativo de que o ambiente esteja favorável à reprodução. Por exemplo, o predomínio de indivíduos adultos com gônadas esgotadas sugere que o ambiente não está propício à reprodução, e por isso, as gônadas não se desenvolveram ou que a desova ocorreu recentemente. Em contrapartida, a preponderância de indivíduos adultos com gônadas maduras sugere que o ambiente está propício à reprodução e que a cópula ou desova está prestes a ocorrer (Munga et al., 2013).

Nossos resultados sugerem que o período propício à reprodução em *S. carvachoi* ocorre durante as marés de sizígia, tendo em vista que os picos de IEE ocorreram somente durante as luas nova e cheia, considerando todos os períodos de amostragem. Além disso, os altos valores do IEE observados durante as sizíguas indicam que há sincronia reprodutiva nesta população, ou seja, que as hermafroditas se tornam sexualmente reprodutivas no mesmo espaço temporal. No entanto, os valores do IEE se mantiveram estáveis ao longo de todos os meses de amostragem em *A. estuariensis* (variação máxima de 0,55 em *A. estuariensis* vs. 1,29 em *S. carvachoi*, entre coletas). Isto sugere que o desenvolvimento gonadal nesta população não é

diretamente influenciado pela variação da amplitude das marés e que as cópulas possam ocorrer de forma aleatória e independente a este fator.

De acordo com a hipótese sugerida por Reaka (1976), em estudo realizado com estomatópodos, quando a sincronia reprodutiva em espécies do entremarés for resultado da pressão seletiva causada pela predação, é esperado que a reprodução ocorra nos períodos de menor atividade de predadores. Por isso, é esperado que espécies com distribuição no mesolitoral inferior se reproduzam durante as marés de sizígia, quando a atividade predatória é limitada pela extrema baixa-mar (Reaka, 1976). Isto é, os níveis extremamente baixos da baixa-mar durante as sizíguas restringiriam o acesso de predadores a suas presas. Por outro lado, as espécies que ocupam o mesolitoral superior devem se reproduzir durante as marés de quadratura, quando as marés de quadratura não são capazes de inundar esta região (Reaka, 1976). Contudo, esta hipótese não parece ser razoável considerando crustáceos estuarinos, uma vez que muitas espécies de peixes transientes aproveitam-se das fortes correntes de maré, durante as sizíguas, para adentrar os estuários e se alimentar (Krumme, 2009). Ainda que consideremos que as espécies do mesolitoral inferior possam se beneficiar da ausência de predadores durante as baixa-mares de sizígia, organismos como camarões carídeos teriam maior dificuldade de se movimentar nestas condições. Isto aumentaria as chances de enalhe dessecação destes organismos.

Ao contrário do esperado durante a baixa-mar, a movimentação dos animais que ocupam o entremarés pode ser facilitada durante a preamar nas marés de maior amplitude, permitindo que cópulas sejam obtidas mais facilmente (McCurdy et al., 2000). A população de *S. carvachoi* apresenta comportamento poliginândrico com fêmeas móveis (ver capítulo 1). Isto significa que parte dos indivíduos desta população está em constante busca por parceiros sexuais. Desta forma, a sincronia reprodutiva com as marés de sizígia poderia favorecer este tipo de sistema de acasalamento. Corroborando com o fato de que os indivíduos de *S. carvachoi* permanecem em constante movimentação entre as galerias, não foi observada correlação positiva de tamanho entre os indivíduos de *S. carvachoi* e *A. estuariensis* encontrados associados (ver capítulo 1). Além disso, neste estudo foi observado que indivíduos das duas espécies em associação não apresentam sincronia reprodutiva. Estudos passados apontam que a sincronia reprodutiva entre hospedeiro e inquilino pode ser um indicativo de que ambos permanecem associados por longos períodos de tempo, assim como acontece com *A. bellulus* e *A. inca* e seus respectivos inquilinos (Yanagisawa, 1984; Boltaña & Thiel, 2001). Isso ocorre, pois as formas jovens de ambas as espécies têm a possibilidade de assentarem junto, o que é viável, uma vez que juvenis de *Alpheus* são capazes de construir suas próprias galerias (Yanagisawa, 1984). Portanto, nossos

dados sugerem que a sincronia reprodutiva em *S. carvachoi* seja influenciada pelo ciclo de marés devido a maior capacidade de movimentação adquirida por estes organismos durante as marés de maior amplitude.

Do ponto de vista evolutivo, a sincronia reprodutiva entre fêmeas poderia ser uma resposta adaptativa que promove a redução, ou minimização, do investimento energético na prole entre fêmeas e os machos (Emlen & Oring, 1977; Knowlton, 1979). Em camarões carídeos, por exemplo, as fêmeas além de incubar os ovos no pléon ainda são responsáveis pela limpeza e aeração deles (Bauer, 1979). Em alguns casos, as fêmeas possuem cuidado parental estendido (Thiel, 2000). Os machos, por sua vez, comumente investem em estruturas que os permitam conquistar e monopolizar o maior número de fêmeas possíveis (e.g. grande quelípodos). A sincronia reprodutiva nas fêmeas de uma população, portanto, limitaria o acesso dos machos a outras fêmeas, pois a probabilidade de obtenção de fêmeas receptivas em sequência seria extremamente reduzida (Emlen & Oring, 1977). Este comportamento aumenta a fidelidade entre os pares e favorece a monogamia. Considerando que a população de *A. estuariensis* investigada neste estudo apresenta comportamento monogâmico (ver capítulo 1), podíamos esperar que as fêmeas se tornassem receptivas de forma síncrona. Contudo, outros fatores podem estar atuando seletivamente sobre as táticas reprodutivas desta população (e.g. cooperação territorial), tendo em vista que não observamos sincronia reprodutiva nas fêmeas.

Foram observadas fêmeas de *A. estuariensis* e hermafroditas de *S. carvachoi* ovígeras em todas as amostragens. Observou-se que o grau de desenvolvimento gonadal acompanha, em ambas as espécies, o grau de desenvolvimento embrionário. Isso significa que a reprodução nas duas espécies é contínua, ou seja, logo após a liberação das larvas as fêmeas estão com as gônadas maduras e, portanto, aptas a se reproduzir novamente. Esta característica também foi observada em outros camarões carídeos, com diferentes sistemas sexuais (Bauer, 1986; Bauer & Neuman, 2004; Baeza 2006; Pereira et al., 2017), e em braquiúros (Sudha & Anilkumar, 1996). A reprodução contínua ao longo do ano é comumente observada em espécies de crustáceos tropicais e subtropicais, isto inclui *A. estuariensis* (Bauer, 1989; Pavanelli et al., 2010; Costa-Souza et al., 2014). A baixa variação diária e anual de temperatura e fotoperíodo somadas a constante disponibilidade de alimento, podem ser determinantes para permitir a constante produção de ovos, ao longo do ano (Costa-Souza et al., 2014). Desta forma, estas características ambientais também possibilitariam a desova sucessiva encontrada em *A. estuariensis* e *S. carvachoi*.

CONCLUSÃO

Concluimos que apesar de serem duas espécies que compartilham o mesmo habitat e estão sob as mesmas influências ambientais, *A. estuariensis* e *S. carvachoi* possuem estratégias reprodutivas distintas. Tendo em vista que *S. carvachoi* libera suas larvas e se torna sexualmente receptiva em sincronia com as marés de sizígia, nós concluimos que o ciclo de marés é uma importante pressão seletiva na população investigada. Além disso, os padrões de sincronia observados em *S. carvachoi* suportam os achados no capítulo 1, em relação ao sistema de acasalamento desta população. Por outro lado, *A. estuariensis* demonstrou pouca ou nenhuma sincronia com o ciclo das marés. É possível que esta espécie libere suas larvas em sincronia com as marés apenas nos períodos de maior variação de salinidade local, ou seja, nos períodos chuvosos. Uma hipótese pertinente neste caso seria de que as larvas de *A. estuariensis* suportam menores flutuações de salinidade, mas não são capazes de sobreviver a grandes flutuações. Assim, acreditamos que a realização de estudos que avaliem a tolerância das larvas de ambas as espécies a variação de salinidade, bem como suas estratégias antipredatórias, permitirá esclarecer novos pontos sobre as estratégias reprodutivas destas espécies.

REFERÊNCIAS

- Agência Pernambucana de Águas e Climas.** Precipitação acumulada mensal de janeiro a dezembro de 2018. <http://www.apac.pe.gov.br/sighpe> acessado online em 11 de julho de 2019.
- Almeida AO, Boehs G, Araújo-Silva CL and Bezerra LEA** (2012) Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa* **3347**, 1-35.
- Almeida AO and Mantelatto FL** (2013) Extension of the known southern distributions of three estuarine snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea, Alpheidae) in South America. *Crustaceana* **86**, 1715-1722.
- Almeida AO, Terossi M, Buranelli RC, Castilho AL, Costa RC, Zara FJ and Mantelatto FL** (2018). Checklist of decapods (Crustacea) from the coast of São Paulo State (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: II. Infraorder Caridea: family Alpheidae. *Zootaxa*, **4450**, 331-358.
- Anger K, Spivak E, Bas C, Ismael D and Luppi T** (1994) Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **48**, 445-466.
- Anger K and Charmantier G** (2000) Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in a mangrove crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **251**, 265-274.
- Anger K** (2003) Salinity as a key parameter in the larval biology of decapod crustaceans. *Invertebrate Reproduction & Development* **43**, 29-45.

Anger K, Queiroga H and Calado R (2015) Larval development and behaviour strategies in Brachyura. In Castro P, Davie P, Guinot D, Schram F and Klein CV. (eds) *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology: the Crustacea*. Leiden: Brill, pp. 317-374.

Anker A (2007) New species and records of alpheid shrimps, genera *Salmoneus* Holthuis, 1955 and *Parabetaeus* Coutière, 1897 from the tropical western Atlantic (Decapoda, Caridea). *Zootaxa* **1653**, 21–39.

Aschoff J (1960) Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. In Frisch L., Schalet R. and Burtch E. (eds) *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Cold Spring Harbor Laboratory, Bush Lecture Hall, 5-14 June 1960. Biological Clocks*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, pp. 11-28.

Babcock RC, Bull GD, Harrison PL, Heyward AJ, Oliver JK, Wallace CC and Willis BL (1986). Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. *Marine Biology* **90**, 379-394.

Baeza JA (2006) Testing three models on the adaptive significance of protandric simultaneous hermaphroditism in a marine shrimp. *Evolution* **60**, 1840-1850.

Barrett L, Parker J and Henzi P (2016) Reproductive Synchrony. *The International Encyclopedia of Primatology* 1-2.

Barroso D, Alves DFR and Hirose GL (2019) Testing the resource economic monopolization hypothesis and its consequences for the mating system of *Alpheus estuariensis* (Decapoda, Caridea, Alpheidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **99**, 639-647.

Bartilotti C, Calado R and Dos Santos A (2005) Correct diagnosis of early zoeal stages of *Athanas nitescens* (Leach, 1814) (Decapoda, Caridea, Alpheidae) using laboratory-raised larvae. *Journal of Plankton Research* **27**, 1189-1194.

Bauer RT (1979) Antifouling adaptations of marine shrimp (Decapoda: Caridea): gill cleaning mechanisms and grooming of brooded embryos. *Zoological Journal of the Linnean Society* **65**, 281-303.

Bauer RT (1986) Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. *The Biological Bulletin* **170**, 11-31.

Bauer RT and Holt GJ (1998) Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system in the decapod Crustacea. *Marine Biology* **132**, 223-235.

Bauer RT and Newman WA (2004) Protandric simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata californica* (Caridea: Hippolytidae). *Journal of Crustacean Biology* **24**, 131-139.

Bauer RT (2013) Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea/Anfidromía en camarones: un ciclo de vida entre los ríos y el mar. *Latin American Journal of Aquatic Research* **41**, 633-650.

Bertini G, Baeza JA and Perez E (2014) A test of large-scale reproductive migration in females of the amphidromous shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Caridea: Palaemonidae) from south-eastern Brazil. *Marine and Freshwater Research* **65**, 81–93.

Boltaña S and Thiel M (2001) Associations between two species of snapping shrimp, *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **81**, 633–638.

Bradbury IR, Campana SE, Bentzen P and Snelgrove PV (2004) Synchronized hatch and its ecological significance in rainbow smelt *Osmerus mordax* in St. Mary's Bay, Newfoundland. *Limnology and Oceanography* **49**, 2310–2315.

Carmona-Osalde C, Rodriguez-Serna M, Olvera-Novoa MA and Gutiérrez-Yurrita PJ (2004) Gonadal development, spawning, growth and survival of the crayfish *Procambarus llamas* at three different water temperatures. *Aquaculture* **232**, 305–316.

Carvalho DA, Collins PA and De Bonis CJ (2013) The diel feeding rhythm of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Decapoda: Brachyura) in mesocosm and natural conditions. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, **46**(2), 89–104.

Cervimunida johni Porter, 1903

Charpentier CL, Wright AJ and Cohen JH (2017) Fish kairomones induce spine elongation and reduce predation in marine crab larvae. *Ecology* **98**, 1989–1995.

Choudhury PC (1971) Laboratory rearing of larvae of the palaemonid shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836). *Crustaceana* **21**, 113–126.

Christy JH (2003) Reproductive timing and larval dispersal of intertidal crabs: the predator avoidance hypothesis. *Revista Chilena de Historia Natural* **76**, 177–185.

Christy JH (2011) Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: Patterns, adaptive significance, and control. *Integrative and Comparative Biology* **51**, 62–72.

Cordeiro IA, Feitosa FADN, Montes MDJF, Otsuka AY and Silva AC (2019) Environmental conditions of the Suape estuarine-port complex area (Pernambuco, Brazil): phytoplankton biomass and hydrological parameters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **99**, 291–301.

Costa-Souza AC, Schwarz SSR, Bezerra LEA and Almeida AO (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.

Counihan RT, McNamara DC, Souter DC, Jebreen EJ, Preston NP, Johnson CR and Degnan BM (2001) Pattern, synchrony and predictability of spawning of the tropical abalone *Haliotis asinina* from Heron Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series* **213**, 193–202.

Coutière H (1897) Note sur quelques genres nouveaux ou peu connus d'Alphéidés, formant la sousfamille des Alphéopsidés. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* **2**, 380–386.

Doherty PJ (1983) Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi*. *Marine biology* **75**, 215–224.

- Doi W, Mizutani A and Kohno H** (2018) Larval release rhythm of the land hermit crab *Coenobita cavipes* Stimpson, 1858 (Anomura, Coenobitidae) on Iriomote Island, Japan. *Crustaceana* **91**, 199-211.
- Emlen ST and Oring LW** (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**, 215-223.
- Fabricius JC** (1798) *Entomologia systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis locis observationibus descriptionibus*. Copenhagen: Hafniae.
- Forward Jr. RB** (1987) Larval release rhythms of decapod crustaceans: an overview. *Bulletin of Marine Science* **41**, 165-176.
- Gould AA** (1841) *Report on the invertebrata of Massachusetts: comprising the Mollusca, Crustacea, Annelida, and Radiata*. Cambridge: Folsom, Wells, and Thurston Printers.
- Guerao G and Cuesta JA** (2014) Caridea. In Martin JW, Olesen J and Høeg JT. (eds) *Atlas of crustacean larvae*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press, pp. 250–255.
- Gutiérrez-Yurrita PJ and Montes C** (1999) Bioenergetics and phenology of reproduction of the introduced red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in Doñana National Park, Spain, and implications for species management. *Freshwater Biology* **42**, 561-574.
- Ims RA** (1990) On the adaptive value of reproductive synchrony as a predator-swamping strategy. *The American Naturalist* **136**, 485-498.
- Instituto Nacional de Meteorologia**. Temperatura média anual de 2018. <http://www.inmet.gov.br> acessado online em 13 de julho de 2019.
- Johnston NM and Ritz DA** (2001) Synchronous development and release of broods by the swarming mysids *Anisomysis mixta australis*, *Paramesopodopsis rufa* and *Tenagomysis tasmaniae* (Mysidacea: Crustacea). *Marine Ecology Progress Series* **223**, 225-233.
- Kerr KA, Christy JH, Joly-Lopez Z, Luque J, Collin R and Guichard F** (2014) Reproducing on time when temperature varies: shifts in the timing of courtship by fiddler crabs. *PloS one* **9**, e97593.
- Knowlton N** (1979) Reproductive synchrony, parental investment, and the evolutionary dynamics of sexual selection. *Animal Behaviour* **27**, 1022-1033.
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B and Rubel F** (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* **15**, 259-263.
- Krimsky LS, Gravinese PM, Tankersley RA and Epifanio CE** (2009) Patterns of larval release in the Florida stone crab, *Menippe mercenaria*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **373**, 96-101.
- Krumme U** (2009) Diel and tidal movements by fish and decapods linking tropical coastal ecosystems. In Nagelkerken I. (eds) *Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems*. London: Springer 271–324.
- Leach WE** (1814) Crustaceology. In *Brewster D (ed) Brewster's Edinburgh encyclopaedia*. Edinburgh: William Blackwood & Sons pp. 383-437.

Lobel PS (1978) Diel, lunar, and seasonal periodicity in the reproductive behavior of the pomacentrid fish, *Centropyge potteri*, and some other reef fishes in Hawaii. *Pacific Science* **32**, 193–207.

Machado IF, Dumont LFC and D'Incao F (2009) Stages of gonadal development and mean length at first maturity of wild females of white shrimp (*Litopenaeus schmitti* – Decapoda, Penaeidae) in southern Brazil. *Atlântica* **31**, 169-175.

McCurdy DG, Boates JS and Forbes MR (2000) Reproductive synchrony in the intertidal amphipod *Corophium volutator*. *Oikos* **2**, 301-308.

McDonald JH (2014) *Handbook of Biological Statistics*. 3rd edition. Baltimore: Sparky House Publishing.

Milne-Edwards, H (1834-1840) *Histoire naturelle des crustacés: comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*. Paris: Imprimerie De Fain et Thunot.

Miya Y and Miyake S (1969) Description of *Alpheus bellulus* sp. nov. associated with gobies from Japan (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* **16**, 307-314.

Morgan SG (1990) Impact of planktivorous fishes on dispersal, hatching, and morphology of estuarine crab larvae. *Ecology* **71**, 1639-1652.

Morgan SG and Christy JH (1994) Plasticity, constraint, and optimality in reproductive timing. *Ecology* **75**, 2185-2203.

Morgan SG and Christy JH (1995) Adaptive significance of the timing of larval release by crabs. *The American Naturalist* **145**, 457-479.

Morgan SG and Christy JH (1997) Planktivorous fishes as selective agents for reproductive synchrony. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **209**, 89-101.

Mossolin EC and Bueno SLS (2002) Reproductive biology of *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae) in São Sebastião, Brazil. *Journal of Crustacean Biology* **22**, 367-376.

Mumby PJ, Edwards AJ, Arias-González JE, Lindeman KC, Blackwell PG, Gall A and Wabnitz CC (2004) Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* **427**, 533.

Munga CN, Mwangi S, Ong'anda H, Ruwa R, Manyala J, Groeneveld JC, Kimani E and Vanreusel A (2013) Species composition, distribution patterns and population structure of penaeid shrimps in Malindi-Ungwana Bay, Kenya, based on experimental bottom trawl surveys. *Fisheries Research* **147**, 93-102.

Nagaraju GPC (2011) Reproductive regulators in decapod crustaceans: an overview. *Journal of Experimental Biology* **214**, 3-16.

Nagaraju GPC and Borst DW (2008) Methyl farnesoate couples environmental changes to testicular development in the crab *Carcinus maenas*. *Journal of Experiment Biology* **211**, 2773-2778.

- Oliveira MV, Costa-Souza AC, Guimarães FJ, Almeida AO and Baeza JA** (2015) Observations on the life history of a rare shrimp, *Salmoneus carvachoi* (Crustacea: Caridea: Alpheidae), a possible simultaneous hermaphrodite. *Marine Biodiversity Records* **8**, 1-8.
- Oliveira MVS** (2018) *Sistema sexual e produção de embriões no camarão estuarino Salmoneus carvachoi Anker, 2007 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)*. Master's thesis. Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Brasil.
- Panda S, Hogenesch JB and Kay SA** (2002) Circadian rhythms from flies to human. *Nature* **417**, 329.
- Pavanelli C, Mossolin E and Mantelatto FL** (2010) Maternal investment in egg production: environmental and population-specific effects on offspring performance in the snapping shrimp *Alpheus nuttingi* (Schmitt, 1924) (Decapoda, Alpheidae). *Animal Biology* **60**, 237-247.
- Pereira PS, Araújo TC and Vaz Manso VA** (2016) Tropical sandy beaches of Pernambuco state. In Finkl CW (ed) *Brazilian beach systems*. Florida: Springer 251-279.
- Pereira RT, Almeida AC, Teixeira GM, Bueno AADP and Fransozo A** (2017) Reproductive strategy of the shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda, Caridea, Palaemonoidea) on the southeastern coast of Brazil. *Nauplius* **25**, 1-8.
- Pescinelli RA, Pantaleao JA, Mantelatto FL and Costa RC** (2017) Morphological description of early zoeal stages of *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 reared in the laboratory, including a revision of the larval morphology of the first zoeal stage of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea: Alpheidae). *Zootaxa* **4269**, 265-276.
- Pires MA, Abrunhosa FA and Maciel CR** (2008) Early larval development in the laboratory of *Alpheus estuariensis* (Crustacea: Caridea) from the Amazon Region. *Revista Brasileira de Zoologia* **25**, 199-205.
- Porter CE** (1903) Carcinología chilena: descripción de un nuevo galatéido. *Revista Chilena de Historia Natural* **7**, 274-277.
- Reaka ML** (1976) Lunar and tidal periodicity of molting and reproduction in stomatopod Crustacea: a selfish herd hypothesis. *The Biological Bulletin* **150**, 468-490.
- Ríos R and Duffy JE** (1999) Description of *Synalpheus williamsi*, a new species of sponge-dwelling shrimp (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with remarks on its first larval stage. *Proceedings-Biological Society of Washington* **112**, 541-552.
- Ritz DA** (1994) Social aggregation in pelagic invertebrates. In Blaxter JHS and Southward AJ. (eds.) *Advances in marine biology*. Cambridge: Academic Press, pp. 155-216. [Advances in Marine Biology Series, no. 30.]
- Salmon M, Seiple WH and Morgan SG** (1986) Hatching rhythms of fiddler crabs and associated species at Beaufort, North Carolina. *Journal of Crustacean Biology* **6**, 24-36.
- Sandifer PA** (1975) The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York River estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. *Estuarine and Coastal Marine Science* **3**, 269-279.

- Santos RG, Pinheiro HT, Martins AS, Riul P, Bruno SC, Janzen FJ and Ioannou CC** (2016) The anti-predator role of within-nest emergence synchrony in sea turtle hatchlings. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **283**, 1-7.
- Schneider CA, Rasband WS and Eliceiri KW** (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* **9**, 671.
- Sharma VK and Chandrashekar MK** (2005) Zeitgebers (time cues) for biological clocks. *Current Science* **89**, 1136–1146
- Skov MW, Hartnoll RG, Ruwa RK, Shunula JP, Vannini M and Cannicci S** (2005) Marching to a different drummer: crabs synchronize reproduction to a 14-month lunar-tidal cycle. *Ecology* **86**, 1164-1171.
- Soledade GO and Almeida AO** (2013) Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. *Nauplius* **21**, 89-122.
- Sorek M, Díaz-Almeyda EM, Medina M and Levy O** (2014) Circadian clocks in symbiotic corals: the duet between Symbiodinium algae and their coral host. *Marine genomics* **14**, 47-57.
- Souza, DB** (2018) *Comportamento social de Alpheus estuariensis (Decapoda:Caridea: Alpheidae) e de sua relação com espécies associadas a seus refúgios*. Master's thesis. Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, Brasil.
- Stimpson W** (1858) Prodrumus descriptionis animalium evertebratum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Pars VII. Crustacea Anomoura. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **10**, 225-252.
- Sudha K and Anilkumar G** (1996) Seasonal growth and reproduction in a highly fecund brachyuran crab, *Metopograpsus messor* (Forsk)(Grapsidae). *Hydrobiologia* **319**, 15-21.
- Takagi K** (1957) Descriptions of some new gobioid fishes of Japan, with a proposition on the sensory line system as a taxonomic character. *Journal of the Tokyo University Fisheries* **43**, 97-126.
- Teng SW, Mukherji S, Moffitt JR., De Buyl S, and O'shea EK** (2013) Robust circadian oscillations in growing cyanobacteria require transcriptional feedback. *Science* **340**, 737-740.
- Tessmar-Raible K, Raible F and Arboleda E** (2011) Another place, another timer: marine species and the rhythms of life. *Bioessays* **33**, 165-172.
- Thiel M** (2000) Extended parental care behavior in crustaceans-A comparative overview. *Crustacean Issues* **12**, 211-226.
- Thiel M, Espinoza-Fuenzalida NL, Acuña, E and Rivadeneira MM** (2012) Annual brood number and breeding periodicity of squat lobsters (Decapoda: Anomura: Galatheididae) from the continental shelf of the SE Pacific—Implications for fisheries management. *Fisheries Research* **129**, 28-37.

Togashi T and Cox PA (2001) Tidal-linked synchrony of gamete release in the marine green alga, *Monostroma angicava* Kjellman. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **264**, 117-131.

Torres G, Giménez L and Anger K (2011) Growth, tolerance to low salinity, and osmoregulation in decapod crustacean larvae. *Aquatic Biology* **12**, 249-260.

Tse P, Nip THM and Wong CK (2008) Nursery function of mangrove: A comparison with mudflat in terms of fish species composition and fish diet. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **80**, 235-242.

Vera-Caripe J, Lira C, Montoya H and Hernández-Flores X (2015) Primer hallazgo de *Salmones carvachoi* anker, 2007 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) en aguas de Venezuela. *Revista Saber* **27**, 347-351.

Wicksten MK and Méndez MG (1981) *Alpheus inca*: a new snapping shrimp (Caridea: Alpheidae) from western South America. *Journal of Crustacean Biology* **1**, 137-142.

Yanagisawa Y (1984) Studies on the interspecific relationship between gobiid fish and snapping shrimp. II. Life history and pair formation of snapping shrimp *Alpheus bellulus*. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* **29**, 93-116.

Yang HJ and Kim CH (1998) Zoeal stages of *Alpheus brevicristatus* De Haan, 1849 (Decapoda, Caridea, Alpheidae) with a key to the first zoeal larvae of three Korean *Alpheus* species. *Korean Journal of Biological Sciences* **2**, 187-193.

Yang HJ and Kim CH (2002) Early zoeas of two snapping shrimps *Alpheus digitalis* de Haan, 1850 and *Alpheus japonicus* Miers, 1879 (Decapoda, Caridea, Alpheidae) with notes on the larval character of the Alpheidae. *Korean Journal of Biological Sciences* **6**, 95-105.

Ziegler TA and Forward JR RB (2005) Larval release rhythm of the mole crab *Emerita talpoida* (Say). *The Biological Bulletin* **3**, 194-203.

4 CONCLUSÃO FINAL

Diante das informações apresentadas nesta dissertação, podemos concluir que espécies taxonomicamente próximas e distribuídas no mesmo micro-habitat podem responder de forma diferente aos mesmos estímulos ambientais e, conseqüentemente, apresentar estratégias reprodutivas distintas. No primeiro capítulo, concluímos que as características populacionais de *Alpheus estuariensis* e *Salmones carvalhoi* sugerem diferentes sistemas de acasalamento nas duas espécies. O fato de a primeira construir seu próprio refúgio e a última utilizá-lo de forma oportunística pode fazer com este recurso possua “valor” diferente para as duas espécies. Talvez por isso, os dados sugerem que a população de *A. estuariensis* apresenta comportamento monogâmico, enquanto a população de *S. carvalhoi* apresenta comportamento poliginândrico. Além disso, as duas espécies apresentam sistemas sexuais diferentes. Este é outro fator que pode influenciar nas táticas reprodutivas utilizadas em cada população.

No segundo capítulo, concluímos que diferentes pressões seletivas podem ter selecionado o comportamento de liberação das larvas em *A. estuariensis* e *S. carvalhoi*. Considerando a predação e o estresse osmótico como as principais pressões seletivas atuando sobre as populações de decápodos estuarinos, sugerimos que a última atue sobre a população de *A. estuariensis*, enquanto as duas possam atuar em sinergia sobre a população de *S. carvalhoi*. Nós observamos que a maturação das gônadas em *S. carvalhoi* ocorre em sincronia com as marés de sizígia, ao contrário do observado em *A. estuariensis*. Por isso, sugerimos que a movimentação de *S. carvalhoi* entre as galerias possa ser facilitada nos períodos de maré de sizígia, fato este, que suporta a hipótese levantada no capítulo 1, de que *S. carvalhoi* apresenta comportamento poliginândrico. As populações apresentam este tipo de sistema de acasalamento quando os indivíduos copulam com múltiplos parceiros. Isto exige que os indivíduos destas populações busquem ativamente parceiros sexuais, o que seria favorecido pelas correntes das marés de sizígia, no caso de *S. carvalhoi*. Por fim, concluímos que ambas as espécies se reproduzem de forma contínua, apresentando desovas sucessivas. Isto porque nós observamos que o desenvolvimento gonadal acompanha o desenvolvimento embrionário, ou seja, na medida em que os ovos se aproximam do período de eclosão, as gônadas vão se tornando maduras.

REFERÊNCIAS

- AGÊNCIA PERNAMBUCANA DE ÁGUAS E CLIMAS. **APAC**: precipitação acumulada mensal de janeiro a dezembro de 2018. Disponível em: <<http://www.apac.pe.gov.br/sighpe>>. Acesso em: 11 de jul. de 2019.
- ALMEIDA, A. O. de et al. Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. **Zootaxa**, v. 3347, p. 1-35, 2012.
- _____; MANTELATTO, F. L. Extension of the known southern distributions of three estuarine snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea, Alpheidae) in South America. **Crustaceana**, v. 86, n. 13-14, p. 1715-1722, 2013.
- _____. et al. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. **Zootaxa**, v. 3652, p. 437-452, 2013.
- _____. et al. Estuarine caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) from Ilhéus, Bahia, Brazil: updated checklist and a key for their identification. **Check List**, v. 9, n. 6, p. 1396-1405, 2013.
- _____. et al. Checklist of decapods (Crustacea) from the coast of São Paulo State (Brazil) supported by integrative molecular and morphological data: II. Infraorder Caridea: Family Alpheidae. **Zootaxa**, v. 4450, n. 3, p. 331–358, 2018.
- ALVES, D. F. R. et al. The mating system of the symbiotic pea-crab *Dissodactylus crinitichelis* (Brachyura, Pinnotheridae): monogamy or promiscuity? **Marine Biology**, v. 164, n. 10, p. 1–16, 2017.
- ANGER, K. et al. Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. **Helgoländer Meeresuntersuchungen**, v. 48, n. 4, p. 445–466, 1994.
- _____.; CHARMANTIER, G. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in a mangrove crab, *Sesarma curacaoense* (Decapoda: Grapsidae). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 251, n. 2, p. 265–274, 2000.
- _____. Salinity as a key parameter in the larval biology of decapod crustaceans. **Invertebrate Reproduction & Development**, v. 43, n. 1, p. 29–45, 2003.
- ANKER, A. New species and records of alpheid shrimps, genera *Salmoneus* Holthuis and *Parabetaeus* Coutière, from the tropical western Atlantic (Decapoda, Caridea). **Zootaxa**, v. 1653, n. 1, p. 21-39, 2007.
- _____. Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species. **Zootaxa**, v. 3386, n. 1, p. 1-109, 2012.
- _____. et al. On some interesting marine decapod crustaceans (Alpheidae, Laomediidae, Strahlaxiidae) from Lombok, Indonesia. **Zootaxa**, v. 3911, n. 3, p. 301-342, 2015.

ASCHOFF, J. Exogenous and Endogenous Components in Circadian Rhythms. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 25, n. 0, p. 11–28, 1 jan. 1960.

BABCOCK, R. C. et al. Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. **Marine Biology**, v. 90, n. 3, p. 379–394, 1986.

BAEZA, J. A.; STOTZ, W. B. Estructura poblacional del cangrejo comensal *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Porcellanidae) sobre su hospedador habitual *Phymactis clematis* (Actiniaria) y en dos nuevos hospedadores. **Revista de Biología Marina Vol**, v. 30, n. 2, p. 255–264, 1995.

_____. Indicadores de monogamia en el cangrejo comensal *Pinnixa transversalis* (Milne Edwards and Lucas) (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae): distribución poblacional, asociación macho - hembra y dimorfismo sexual. **Revista de Biología Marina y Oceanografía**, v. 34, n. 2, p. 303–313, 1999.

_____; THIEL, M. Host use pattern and life history of *Liopetrolisthes mitra*, a crab associate of the black sea urchin *Tetrapygus niger*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 80, n. 4, p. 639–645, 2000.

_____; THIEL, M. Predicting territorial behavior in symbiotic crabs using host characteristics: a comparative study and proposal of a model. **Marine Biology**, v. 142, n. 1, p. 93–100, 2003.

_____. Testing three models on the adaptive significance of protandric simultaneous hermaphroditism in a marine shrimp. **Evolution**, v. 60, n. 9, p. 1840–1850, 2006.

_____; THIEL, M. The mating system of symbiotic crustaceans: a conceptual model based on optimality and ecological constraints. In: DUFFY, J.E. & THIEL, M. (Eds.). **Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms**. New York: Oxford University Press, 2007. p. 250–267.

_____. Social monogamy in the shrimp *Pontonia margarita*, a symbiont of *Pinctada mazatlanica*, off the Pacific coast of Panama. **Marine Biology**, v. 153, n. 3, p. 387–395, 2008.

_____. The symbiotic lifestyle and its evolutionary consequences: Social monogamy and sex allocation in the hermaphroditic shrimp *Lysmata pederseni*. **Naturwissenschaften**, v. 97, n. 8, p. 729–741, 2010.

_____; DÍAZ-VALDÉS, M. The symbiotic shrimp *Ascidonia flavomaculata* lives solitarily in the tunicate *Ascidia mentula*: Implications for its mating system. **Invertebrate Biology**, v. 130, n. 4, p. 351–361, 2011.

_____; RITSON-WILLIAMS, R.; FUENTES, M. S. Sexual and mating system in a caridean shrimp symbiotic with the winged pearl oyster in the Coral Triangle. **Journal of Zoology**, v. 289, n. 3, p. 172–181, 2013.

_____; HEMPHILL, C. A.; RITSON-WILLIAMS, R. The sexual and mating system of the shrimp *Odontonia katoi* (Palaemonidae, Pontoninae), a symbiotic guest of the ascidian *Polycarpa aurata* in the Coral Triangle. **PLoS ONE**, v. 10, n. 3, p. 1–18, 2015.

_____ et al. Population distribution, host-switching, and chemical sensing in the symbiotic shrimp *Lysemata pedersenii*: implications for its mating system in a changing reef seascape. **Coral Reefs**, v. 35, n. 4, p. 1213–1224, 2016.

_____ et al. Host-use pattern of the shrimp *Periclimenes paivai* on the scyphozoan jellyfish *Lychnorhiza lucerna*: probing for territoriality and inferring its mating system. **Helgoland Marine Research**, v. 71, n. 1, 2017.

BAKENHASTER, M. D.; MCBRIDE, R. S.; PRICE, W. W. Life history of *Glossobius hemiramphi* (Isopoda: Cymothoidae): development, reproduction, and symbiosis with its host *Hemiramphus brasiliensis* (Pisces: Hemiramphidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 26, n. 3, p. 283–294, 2006.

BAKER, P. J. et al. Polygynandry in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids?. **Behavioral Ecology**, v. 15, n. 5, p. 766–778, 2004.

BARRETT, L.; PARKER, J.; HENZI, P. Reproductive Synchrony. In: **The International Encyclopedia of Primatology**. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc., 2017. p. 1–2.

BARROSO, D.; ALVES, D. F. R.; HIROSE, G. L. Testing the resource economic monopolization hypothesis and its consequences for the mating system of *Alpheus estuariensis* (Decapoda, Caridea, Alpheidae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 99, n. 3, p. 639–647, 2019.

BARTILOTTI, C.; CALADO, R.; DOS SANTOS, A. Correct diagnosis of early zoeal stages of *Athanas nitescens* (Leach, 1814) (Decapoda, Caridea, Alpheidae) using laboratory-raised larvae. **Journal of Plankton Research**, v. 27, n. 11, p. 1189–1194, 2005.

BATE, C. S. Report on the Crustacea Macrura collected by HMS Challenger during the years 1873–76. **Report on the Scientific Results of the Voyage of HMS Challenger during the years 1873–76 under the command of Captain Geor**, v. 24, p. 1–942, 1888.

BAUER, R. T. Antifouling adaptations of marine shrimp (Decapoda: Caridea): gill cleaning mechanisms and grooming of brooded embryos. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 65, n. 4, p. 281–303, 1979.

_____. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (decapoda: caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. **The Biological Bulletin**, v. 170, n. 1, p. 11–31, 1986.

_____. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 127, n. 2, p. 175–187, 1989.

_____; HOLT, G. J. Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysemata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): An undescribed sexual system in the decapod Crustacea. **Marine Biology**, v. 132, n. 2, p. 223–235, 1998.

_____. Same sexual system but variable sociobiology: Evolution of protandric simultaneous hermaphroditism in *Lysemata* shrimps. **Integrative and Comparative Biology**, v. 46, n. 4, p. 430–438, 2006.

_____. Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. **Latin American Journal of Aquatic Research**, v. 41, n. 4, p. 633–650, 2013.

BERKENBUSCH, K.; ROWDEN, A. A. Intraspecific burrow plasticity of an intertidal population of *Callinassa filholi* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) in relation to environmental conditions. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 34, n. 3, p. 397–408, 2000.

BERTINI, G.; BAEZA, J. A.; PEREZ, E. A test of large-scale reproductive migration in females of the amphidromous shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Caridea : Palaemonidae) from south-eastern Brazil. **Marine and Freshwater Research**, v. 65, n. 1, p. 81–93, 2014.

BOINSKI, S. Birth synchrony in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 21, n. 6, p. 393–400, 1987.

BOLTAÑA, S.; THIEL, M. Associations between two species of snapping shrimp, *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 81, n. 4, p. 633–638, 2001.

BRACKEN-GRISSOM, H. et al. Decapod diversity associated with deep-sea octocorals in the Gulf of Mexico. **Crustaceana**, v. 91, n. 10, p. 1267–1275, 2018.

BRADBURY, I. R. et al. Synchronized hatch and its ecological significance in rainbow smelt *Osmerus mordax* in St. Mary's Bay, Newfoundland. **Limnology and Oceanography**, v. 49, n. 6, p. 2310–2315, 2004.

BUTLER, S.; BIRD, F. L. Estimating density of intertidal ghost shrimps using counts of burrow openings. Is the method reliable? **Hydrobiologia**, v. 589, n. 1, p. 303–314, 2007.

CARMONA-OSALDE, C. et al. Gonadal development, spawning, growth and survival of the crayfish *Procambarus llamasii* at three different water temperatures. **Aquaculture**, v. 232, n. 1–4, p. 305–316, 2004.

CARVACHO, A. Les Crevettes Carides de la mangrove guadeloupéenne. **Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle**, v. 4, n. 2, p. 445–470, 1979.

CARVALHO D. A.; COLLINS P. A.; DE BONIS C. J. The diel feeding rhythm of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Decapoda: Brachyura) in mesocosm and natural conditions. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, v. 46, n. 2, p. 89–104, 2013.

CHARPENTIER, C. L.; WRIGHT, A. J.; COHEN, J. H. Fish kairomones induce spine elongation and reduce predation in marine crab larvae. **Ecology**, v. 98, n. 8, p. 1989–1995, 2017.

CHOUDHURY, P. C. Laboratory Rearing of Larvae of the Palaemonid Shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836). **Crustaceana**, v. 21, n. 2, p. 113–126, 1971.

CHRISTOFFERSEN, M. L. Distribution of warm water alpheoid shrimp (Crustacea, Caridea) on the continental shelf of eastern South America between 23 and 35° Lat. S. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 31, n. 1, p. 93–112, 1982.

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

CHRISTY, J. H. Reproductive timing and larval dispersal of intertidal crabs: the predator avoidance hypothesis. **Revista chilena de historia natural**, v. 76, n. 2, p. 177–185, jun. 2003.

_____. Timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: Patterns, adaptive significance and control. **Integrative and Comparative Biology**, v. 51, n. 1, p. 62–72, 2011.

CORDEIRO, I. A. et al. Environmental conditions of the Suape estuarine-port complex area (Pernambuco, Brazil): phytoplankton biomass and hydrological parameters. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 99, n. 2, p. 291–301, 2019.

CORREA, C.; THIEL, M. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 76, n. 2, p. 187–203, 2003.

COSTA-SOUZA, Ana Carla et al. Breeding and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 34, n. 5, p. 593-603, 2014.

COUNIHAN, R. et al. Pattern, synchrony and predictability of spawning of the tropical abalone *Haliotis asinina* from Heron Reef, Australia. **Marine Ecology Progress Series**, v. 213, p. 193–202, 2001.

COUTIÈRE, H. Note sur quelques genres nouveaux ou peu connus d'Alphéidés, formant la sousfamille des Alphéopsidés. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, v. 2, p. 380-386, 1897.

DAVIES, N. B.; LUNDBERG, A. Food distribution and a variable mating system in the dunnock, *Prunella modularis*. **Journal of Animal Ecology**, v. 53, n. 3, p. 895-912, 1984.

DOHERTY, P. J. Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi*. **Marine Biology**, v. 75, n. 2–3, p. 215–224, 1983.

DOI, W.; MIZUTANI, A.; KOHNO, H. Larval release rhythm of the land hermit crab *Coenobita cavipes* Stimpson, 1858 (Anomura, Coenobitidae) on Iriomote Island, Japan. **Crustaceana**, v. 91, n. 2, p. 199–211, 2018.

DORGAN, K. M. et al. Energetics of burrowing by the cirratulid polychaete *Cirriformia moorei*. **Journal of Experimental Biology**, v. 214, n. 13, p. 2202–2214, 2011.

DUFFY, J. E. Eusociality in a coral-reef shrimp. **Nature**, v. 381, n. 6582, p. 512, 1996.

DUGDALE, H. L. et al. Polygynandry, extra-group paternity and multiple-paternity litters in European badger (*Meles meles*) social groups. **Molecular Ecology**, v. 16, n. 24, p. 5294–5306, 2007.

DVORETSKY, A. G.; DVORETSKY, V. G. Distribution of amphipods *Ischyrocerus* on the red king crab, *Paralithodes camtschaticus*: Possible interactions with the host in the Barents Sea. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 82, n. 3, p. 390–396, 2009.

DWORSCHAK, P. C.; ANKER, A.; ABED-NAVANDI, D. A new genus and three new species of alpheidids (Decapoda: Caridea) associated with thalassinids. **Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B Für Botanik Und Zoologie**, v. 102, p. 301–320, 2000.

_____; FELDER, D. L.; TUDGE, C. C. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea). In: SCHRAM, F., KLEIN, C. V. (Eds.). **Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology: the Crustacea**. Leiden, The Netherlands: Brill, 2012. p. 109-219.

EMLEN, STEPHEN, T.; ORING, LEWIS, W. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. **Science**, v. 19, n. 15, p. 215–224, 1977.

FABRICIUS J. C. **Entomologia systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis locis observationibus descriptionibus**. Copenhagen: Hafniae, 1798.

FIEDLER, C. Functional , Simultaneous Hermaphroditism in Female-Phase *Lysmata amhoinensis* (Decapoda : Caridea : Hippolytidae). **Pacific Science**, v. 52, n. 2, p. 161–169, 1998.

FORSYTH, A.; ALCOCK, J. Female mimicry and resource defense polygyny by males of a tropical rove beetle, *Leistotrophus versicolor* (Coleoptera: Staphylinidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 26, n. 5, p. 325-330, 1990.

FORWARD JR., R. B. Larval release rhythms of decapod crustaceans : an overview. **Bulletin of Marine Science**, v. 41, n. 2, p. 165–176, 1987.

GOULD A. A. **Report on the invertebrata of Massachusetts: comprising the Mollusca, Crustacea, Annelida, and Radiata**. Cambridge: Folsom, Wells, and Thurston Printers, 1841.

GUERAO, G.; CUESTA, J. A. Chapter · July 2014. In: **Atlas of Crustacean Larvae**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2014. p. 250–255.

GUTIÉRREZ-YURRITA, P. J.; MONTES, C. Bioenergetics and phenology of reproduction of the introduced red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in Donana National Park, Spain, and implications for species management. **Freshwater Biology**, v. 42, n. 3, p. 561–574, 1999.

HAMMERSTEIN, P; SELTEN, R. Game theory and evolutionary biology. In: AUMANN, R. J.; HART, S. (Eds.). **Handbook of game theory with economic applications**. Amsterdam: Elsevier. 1994. v. 2. p. 929-993.

HELLER, C. 1864. Horae dalmatinae: Bericht über eine Reise nach der Ostküste des adriatischen meeres. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien**, v. 14, p. 17-64.

HERNÁNDEZ, J. E. et al. The enigmatic life history of the symbiotic crab *Tunicotheres moseri* (Crustacea, Brachyura, Pinnotheridae): implications for its mating system and population structure. **The Biological Bulletin**, v. 223, n. 3, p. 278-290, 2012.

HO, J. et al. A New Species of Copepoda (Thaumatopsyllidae) Symbiotic with a Brittle Star from California, U.S.A., and Designation of a New Order Thaumatopsylloida. **Journal of Crustacean Biology**, v. 23, n. 3, p. 582–594, 2003.

IMS, R. A. The ecology and evolution of reproductive synchrony. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 5, n. 5, p. 135–140, 1990.

INSTITUTO DE PESQUISAS ESPACIAIS. **INPE**: Tábua de marés. Disponível em: <<http://ondas.cptec.inpe.br/>>. Acesso em: 13 de jul. de 2019.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA. **INMET**: Temperatura média anual de 2018. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/>>. Acesso em: 13 de jul. de 2019.

IRIBARNE, O.; BORTOLUS, A.; BOTTO, F. Between-habitat differences in burrow characteristics and trophic modes in the southwestern Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulata*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 155, p. 137–145, 1997.

JONSSON, L. G.; LUNDÄLV, T.; JOHANNESSON, K. Symbiotic associations between anthozoans and crustaceans in a temperate coastal area. **Marine Ecology Progress Series**, v. 209, p. 189–195, 2001.

KARPLUS, I.; THOMPSON A.R. The partnership between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps. In: PATZNER R. A.; VAN TASSELL, J. L.; KOVACIC, M.; KAPOOR, B.G. (Eds.). **The biology of gobies**. Science. Boca Raton, USA: CRC Press, 2011. p. 559–608.

KERR, K. A. et al. Reproducing on time when temperature varies: Shifts in the timing of courtship by fiddler crabs. **PLoS ONE**, v. 9, n. 5, 2014.

KINOMURA, K.; YAMAUCHI, K.. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant. **Journal of Ethology**, v. 5, n. 1, p. 75–81, 1987.

KNOWLTON, N. Reproductive synchrony, parental investment, and the evolutionary dynamics of sexual selection. **Animal Behaviour**, v. 27, p. 1022–1033, 1979.

_____. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair-bonding snapping shrimp. **Evolution**, v. 34, n. 1, p. 161–173, 1980.

KOMAI, T. A New Species of the Alpheid Shrimp Genus *Salmonus* (Decapoda, Caridea) from the Ryukyu Islands, Japan, Associated with a Callinassid Ghost Shrimp (Decapoda, Thalassinidea). **Crustaceana**, v. 82, n. 7, p. 869–880, 2009.

KOTTEK, M. et al. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 15, n. 3, p. 259–263, 2006.

KRAMER, A.; VAN TASSELL, J. L.; PATZNER, R. A. A comparative study of two goby shrimp associations in the caribbean Sea. **Symbiosis**, v. 49, n. 2, p. 137–141, 2009.

KRIMSKY, L. S. et al. Patterns of larval release in the Florida stone crab, *Menippe mercenaria*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 373, n. 2, p. 96–101, 2009.

KRUMME U. Diel and tidal movements by fish and decapods linking tropical coastal ecosystems. In: NAGELKERKEN I. (Ed). **Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems**. London: Springer, 2009. p. 271–324.

LEACH W. E. Crustaceology. In: *Brewster D. (Ed) Brewster's Edinburgh encyclopaedia*. Edinburgh: William Blackwood & Sons, 1814. pp. 383–437.

LOBEL, P. S. Diel , Lunar , and Seasonal Periodicity in the Reproductive Behavior of the Pomacanthid Fish , *Centropyge potteri* , and Some Other Reef Fishes in Hawaii. **Pacific Science**, v. 32, n. 2, p. 193–207, 1978.

MACHADO, I. F.; DUMONT, L. F. C.; D'INCAO, F. Stage of gonadal development and mean lenght at first maturity of wild females of white shrimp (*Litopenaeus schmitti* - Decapoda, Penaeidae) in southern Brazil. **Atlântica**, v. 31, p. 169–175, 2009.

MATHEWS, L. M. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. **Animal Behaviour**, v. 63, n. 4, p. 767–777, 2002a.

_____. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: Does population density, sex ratio, or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulatus*)? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 51, n. 5, p. 426–432, 2002b.

_____. Evidence for high rates of in-pair paternity in the socially monogamous snapping shrimp *Alpheus angulosus*. **Aquatic Biology**, v. 1, n. 1, p. 55–62, 2007.

MCCURDY, D. G.; BOATES, J. S.; FORBES, M. R. Reproductive synchrony in the intertidal amphipod *Corophium volutator*. **Oikos**, v. 88, n. 2, p. 301–308, 2000.

MCDONALD, J. H. **Handbook of Biological Statistics**. 3. ed. Baltimore: Sparky House Publishing, 2014.

MIYA, Y.; MIYAKE, S. Description of *Alpheus bellulus* sp. nov. associated with gobies from Japan (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). **Publications of the Seto Marine Biological Laboratory**, v. 16, p. 307–314, 1969.

MORGAN, S. G. Impact of planktivorous fishes on dispersal, hatching, and morphology of estuarine crab larvae. **Ecology**, v. 71, n. 5, p. 1639–1652, 1990.

_____; CHRISTY, J. H. Plasticity, Constraint, and Optimality in Reproductive Timing. **Ecology**, v. 75, n. 8, p. 2185–2203, dez. 1994.

_____; CHRISTY, J. H. Adaptive significance of the timing of larval release by crabs. **The American Naturalist**, v. 145, n. 3, p. 457–479, 1995.

_____; CHRISTY, J. H. Planktivorous fishes as selective agents for reproductive synchrony. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 209, n. 1–2, p. 89–101, 1997.

MORRISEY, D. et al. Variation in the depth and morphology of burrows of the mud crab *Helice crassa* among different types of intertidal sediment in New Zealand. **Marine Ecology Progress Series**, v. 182, p. 231–242, 1999.

MOSSOLIN, E. C.; BUENO, S. L. S. Reproductive Biology of *Macrobrachium olfersi* (Decapoda, Palaemonidae) in São Sebastião, Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 22, n. 2, p. 367–376, 2002.

MUMBY, P. J. et al. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. **Nature**, v. 427, n. 6974, p. 533–536, 2004.

MUNGA, C. N. et al. Species composition, distribution patterns and population structure of penaeid shrimps in Malindi-Ungwana Bay, Kenya, based on experimental bottom trawl surveys. **Fisheries Research**, v. 147, p. 93–102, 2013.

NAGARAJU, G. P. C.; BORST, D. W. Methyl farnesoate couples environmental changes to testicular development in the crab *Carcinus maenas*. **Journal of Experimental Biology**, v. 211, n. 17, p. 2773–2778, 2008.

_____. Reproductive regulators in decapod crustaceans: an overview. **Journal of Experimental Biology**, v. 214, n. 1, p. 3–16, 2011.

NEWMAN, W. A.; BAUER, R. T. Protandric simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysemata californica* (Caridea: Hippolytidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 24, n. 1, p. 131–139, 2004.

NIZINSKI, M. S. Ecological distribution, demography and behavioral observations on *Periclimenes anthophilus*, an atypical symbiotic cleaner shrimp. **Bulletin of Marine Science**, v. 45, n. 1, p. 174–188, 1989.

NORO, C. K.; BUCKUP, L. The burrows of *Parastacus defossus* (Decapoda: Parastacidae), a fossorial freshwater crayfish from southern Brazil. **Zoologia (Curitiba)**, v. 27, n. 3, p. 341–346, 2010.

OLIVEIRA, M. V. et al. Observations on the life history of a rare shrimp, *Salmones carvachoi* (Crustacea: Caridea: Alpheidae), a possible simultaneous hermaphrodite. **Marine Biodiversity Records**, v. 8, n. September, 2015.

_____. **Sistema sexual e produção de embriões no camarão estuarino *Salmones carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)**. 2018. 82 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, 2018.

OULHEN, N.; SCHULZ, B. J.; CARRIER, T. J. English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech, 'Die Erscheinung der Symbiose' ('De la symbiose'). **Symbiosis**, v. 69, n. 3, p. 131–139, 2016.

PALOMAR, N. E.; JUINIO-MEÑEZ, M. A.; KARPLUS, I. Behavior of the burrowing shrimp *Alpheus macellarius* in varying gravel substrate conditions. **Journal of Ethology**, v. 23, n. 2, p. 173–180, 2005.

PANDA, S.; HOGENESCH, J. B.; KAY, S. A. Circadian rhythms from flies to human. **Nature**, v. 417, n. 6886, p. 329–335, 2002.

PANKHURST, N. W.; PORTER, M. J. R. Cold and dark or warm and light: variations on the theme of environmental control of reproduction. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 28, p. 385–389, 2003.

PARKER, D. J.; VAHED, K. The intensity of pre-and post-copulatory mate guarding in relation to spermatophore transfer in the cricket *Gryllus bimaculatus*. **Journal of Ethology**, v. 28, n. 2, p. 245–249, 2010.

PAVANELLI, C. A. M.; MOSSOLIN, E. C.; MANTELATTO, F. L. 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, n. 3, p. 237–247, 2010.

PEIRÓ, D. F.; ANTONIO BAEZA, J.; MANTELATTO, F. L. Host-use pattern and sexual dimorphism reveals the mating system of the symbiotic pea crab *Austinixa aidae* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 93, n. 3, p. 715–723, 2013.

PEREIRA P. S.; ARAÚJO T. C.; VAZ MANSO V. A. Tropical sandy beaches of Pernambuco state. In: FINKL C. W. (Ed). **Brazilian beach systems**. Florida: Springer, 2016. p. 251-279.

PEREIRA, R. T. et al. Reproductive strategy of the shrimp *Nematopalaemon schmitti* (Decapoda, Caridea, Palaemonoidea) on the southeastern coast of Brazil. **Nauplius**, v. 25, p. 1–8, 2017.

PESCINELLI, R. A.; DAVANSO, T. M.; COSTA, R. C. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea: Alpheidae) from the southeastern coast of Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 97, n. 7, p. 1519–1526, 2017a.

_____. et al. Morphological description of early zoeal stages of *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 reared in the laboratory, including a revision of the larval morphology of the first zoeal stage of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea: Alpheidae). **Zootaxa**, v. 4269, n. 2, p. 265, 2017b.

PFALLER, J. B. et al. Social monogamy in the crab *Planes major*, a facultative symbiont of loggerhead sea turtles. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 461, p. 124–132, 2014.

PIRES, M. A. B.; ABRUNHOSA, F. A.; MACIEL, C. R. Early larval development in the laboratory of *Alpheus estuariensis* (Crustacea: Caridea) from the Amazon Region. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 25, n. 2, p. 199–205, 2008.

PORTER C. E. Carcinología chilena: descripción de un nuevo galatéido. Revista **Chilena de Historia Natural**, v. 7, p. 274–277, 1903.

PRIMAVERA, J. H.; LEBATA, J. Diel activity patterns in *Metapenaeus* and *Penaeus* juveniles. **Hydrobiologia**, v. 295, n. 1–3, p. 295–302, 1995.

_____. Fish predation on mangrove-associated penaeids. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 215, n. 2, p. 205–216, 1997.

QUEIROGA, H.; ANGER, K.; CALADO, R. Larval development and behaviour strategies in Brachyura. In: CASTRO, P.; DAVIE, P.; GUINOT, D.; SCGRAM, F.; KLEIN, C. V. **Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology: the Crustacea. Volume 9 Part C (2 vols)**. Leiden, The Netherlands: Brill, 2015. p. 317–374.

RAFINESQUE, C. S. *Analyse de la nature ou tableau de l'Univers et des corps organisés*. Palermo: De L'imprimerie de Jean Barravecchia, 1815.

RAHMAN, N.; DUNHAM, D. W.; GOVIND, C. K. Social Monogamy in the Big-Clawed Snapping Shrimp, *Alpheus heterochelis*. **Ethology**, v. 109, n. 6, p. 457–473, 2003.

- RAMOS-PORTO, M.; VIANA, G. F. S.; LACERDA, P. R. Ocorrência de *Salmoneus ortmanni* (Rankin, 1898) no Nordeste brasileiro. **Revista Nordestina de Zoologia**, v. 1, n. 1, p. 44-60, 1994.
- RANKIN, W. M., 1898. The Northrop collection of Crustacea from the Bahamas. **Annals of the New York Academy of Science**, v. 11, p. 225-258, 1898.
- REAKA, M. L. Lunar and tidal periodicity of molting and reproduction in stomatopod crustacea: a selfish herd hypothesis. **The Biological Bulletin**, v. 150, n. 3, p. 468-490, 1976.
- REITER, J.; PANKEN, K. J.; LE BOEUF, B. J. Female competition and reproductive success in northern elephant seals. **Animal Behaviour**, v. 29, n. 3, p. 670-687, 1981.
- RHYNE, A. L.; LIN, J. A. Western Atlantic peppermint shrimp complex : of four new species, and remarks on *Lysmata*. **Bulletin of Marine Science**, v. 79, n. 1, p. 165-204, 2006.
- RIDLEY, A. R. Factors affecting offspring survival and development in a cooperative bird: social, maternal and environmental effects. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, n. 4, p. 750-760, 2007.
- RÍOS, R.; DUFFY, J. E. Description of *Synalpheus williamsi*, a new species of sponge-dwelling shrimp (Crustacea : Decapoda : Alpheidae), with remarks on its first larval stage. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 112, n. September, p. 541-552, 1999.
- RITCHIE, L. E.; HØEG, J. T. The Life History of *Lernaeodiscus porcellanae* (Cirripedia: Rhizocephala) and Co-evolution with its porcellanid host. **Journal of Crustacean Biology**, v. 1, n. 3, p. 334-347, 1981.
- RITZ, D. A. Social aggregation in pelagic invertebrates. **Advances in Marine Biology**, v. 30, p. 155-216, 1994.
- RODRIGUES, S. A.; SHIMIZU, R. M. Description of a new *Axianassa* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea) from Brazil, and its first larval stage. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 105, n. 2, p. 317- 323, 1992.
- RÖNNBÄCK, P. et al. Distribution pattern of shrimps and fish among *Avicennia* and *Rhizophora* microhabitats in the Pagbilao Mangroves, Philippines. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 48, n. 2, p. 223-234, 1999.
- RUSSELL, A. F. et al. Breeding success in cooperative meerkats: effects of helper number and maternal state. **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 4, p. 486-492, 2003.
- SALINI, J. P.; BLABER, S. J. M.; BREWER, D. T. Diets of piscivorous fishes in a tropical Australian estuary, with special reference to predation on penaeid prawns. **Marine Biology**, v. 105, n. 3, p. 363-374, 1990.
- SALMON, M.; SEIPLE, W. H.; MORGAN, S. G. Hatching rhythms of fiddler crabs and associated species at Beaufort, North Carolina. **Journal of Crustacean Biology**, v. 6, n. 1, p. 24, fev. 1986.
- SANDIFER, P. A. The role of pelagic larvae in recruitment to populations of adult decapod crustaceans in the York River estuary and adjacent lower Chesapeake Bay, Virginia. **Estuarine and Coastal Marine Science**, v. 3, n. 3, p. 269-279, 1975.

SANTOS, R. G. et al. The anti-predator role of within-nest emergence synchrony in sea turtle hatchlings. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1834, p. 20160697, 13 jul. 2016.

SCHEIN, H. Aspects of the aggressive and sexual behaviour of *Alpheus heterochaelis* Say. **Marine & Freshwater Behaviour and Physiology**, v. 3, n. 2, p. 83-96, 1975.

SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature methods**, v. 9, n. 7, p. 671–5, 2012.

SHARMA, V. K.; CHANDRASHEKARAN, M. K. Zeitgebers (time cues) for biological clocks. **Current Science**, v. 89, n. 7, p. 1136–1146, 2005.

SKOV, M. W. et al. Marching to a different drummer: crabs synchronize reproduction to a 14-month lunar-tidal cycle. **Ecology**, v. 86, n. 5, p. 1164–1171, 2005.

SOREK, M. et al. Circadian clocks in symbiotic corals: The duet between Symbiodinium algae and their coral host. **Marine Genomics**, v. 14, p. 47–57, 2014.

SOUZA, D. B. **Comportamento social de *Alpheus estuariensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae) e de sua relação com espécies associadas a seus refúgios**. 2018. 72 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, 2018.

STIMPSON W. Prodromus descriptionis animalium evertibratum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Pars VII. Crustacea Anomoura. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 10, p. 225-252, 1858.

SUDHA, K.; ANILKUMAR, G. Seasonal growth and reproduction in a highly fecund brachyuran crab, *Metopograpsus messor* (Forsk.) (Grapsidae). **Hydrobiologia**, v. 319, n. 1, p. 15–21, 1996.

TAKAGI K. Descriptions of some new gobioid fishes of Japan, with a proposition on the sensory line system as a taxonomic character. **Journal of the Tokyo University Fisheries**, v. 43, p. 97-126, 1957.

TENG, S.-W. et al. Supplementary materials for robust circadian oscillations in growing cyanobacteria require transcriptional feedback materials and methods strain construction. **Science**, v. 340, n. 737, p. 737–740, 2013.

TESSMAR-RAIBLE, K.; RAIBLE, F.; ARBOLEDA, E. Another place, another timer: Marine species and the rhythms of life. **BioEssays**, v. 33, n. 3, p. 165–172, 2011.

THIEL, M.; BAEZA, J. A. Factors affecting the social behaviour of crustaceans living symbiotically with other marine invertebrates: a modelling approach. **Symbiosis**, v. 30, n. 2, p. 163-190, 2001.

_____ et al. Host fidelity of a symbiotic porcellanid crab: the importance of host characteristics. **Journal of Zoology**, v. 261, n. 4, p. 353–362, 2003.

_____. Extended parental care in crustaceans – an update Cuidado parental extendido en crustáceos – conocimiento actual. **Revista Chilena de Historia Natural**, p. 205–218, 2003.

_____ et al. Annual brood number and breeding periodicity of squat lobsters (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the continental shelf of the SE Pacific-implications for fisheries management. **Fisheries Research**, v. 129–130, p. 28–37, 2012.

TOGASHI, T.; COX, P. A. Tidal-linked synchrony of gamete release in the marine green alga, *Monostroma angicava* Kjellman. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 264, n. 2, p. 117–131, 2001.

TORRES, G.; GIMÉNEZ, L.; ANGER, K. Growth, tolerance to low salinity, and osmoregulation in decapod crustacean larvae. **Aquatic Biology**, v. 12, n. 3, p. 249–260, 2011.

TSE, P.; NIP, T. H. M.; WONG, C. K. Nursery function of mangrove: A comparison with mudflat in terms of fish species composition and fish diet. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 80, n. 2, p. 235–242, 2008.

VASLET, A. et al. The relative importance of mangroves and seagrass beds as feeding areas for resident and transient fishes among different mangrove habitats in Florida and Belize: Evidence from dietary and stable-isotope analyses. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 434–435, p. 81–93, 2012.

VERA-CARIPE, J. A. et al. Primer hallazgo de *Salmones carvachoi* Anker, 2007 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) en aguas de Venezuela. **Saber**, v. 27, n. 2, p. 347–351, 2015.

VERRILL, A. E. On the Parasitic Habits of Crustacea. **The American Naturalist**, v. 3, n. 5, p. 239–250, 1869.

VREYS, C.; MICHIELS, N. K. Flatworms flatten to size up each other. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 264, n. 1388, p. 1559–1564, 1997.

WATERMAN, J. Male mating strategies in rodents. In: WOLFF, J.O. & SHERMAN, P.W. (Eds.). **Rodent Societies: An ecological and evolutionary perspective**. Chicago: University of Chicago Press, 2007. p. 27–41.

WCISLO, W. T.; MINCKLEY, R. L.; SPANGLER, H. C. Pre-copulatory courtship behavior in a solitary bee, *Nomia triangulifera* Vachal (Hymenoptera: Halictidae). **Apidologie**, v. 23, n. 5, p. 431–442, 1992.

WHITE, C. R. The energetics of burrow excavation by the inland robust scorpion, *Urodacus yaschenkoi* (Birula, 1903). **Australian Journal of Zoology**, v. 49, n. 6, p. 663–674, 2001.

WICKLER, W.; SEIBT, U. Monogamy in Crustacea and Man. **Zeitschrift für Tierpsychologie**, v. 57, n. 3–4, p. 215–234, 1981.

WICKSTEN, M. K.; MÉNDEZ G., M. *Alpheus inca*: a New Snapping Shrimp (Caridea: Alpheidae) From Western South America. **Journal of Crustacean Biology**, v. 1, n. 1, p. 137–142, 1981.

WIRTZ, P.; D'UDEKEM D'ACÓZ, C. Crustaceans associated with Cnidaria, Bivalvia, Echinoidea and Pisces at São Tomé and Príncipe islands. **Arquipélago : Life and Marine Sciences**, v. 25, p. 63–69, 2008.

_____; DE MELO, G.; DE GRAVE, S. Symbioses of decapod crustaceans along the coast of Espírito Santo, Brazil. **Marine Biodiversity Records**, v. 2, 2009.

XU, L.; SNELLING, E. P.; SEYMOUR, R. S. Burrowing energetics of the Giant Burrowing Cockroach *Macropanesthia rhinoceros*: An allometric study. **Journal of Insect Physiology**, v. 70, p. 81–87, 2014.

YANAGISAWA, Y. Studies on the interspecific relationship between gobiid fish and snapping shrimp ii: life history and pair formation of snapping shrimp *Alpheus bellulus*. **Publications of the Seto Marine Biological Laboratory**, v. 29, n. 1–3, p. 93–116, 1984.

YANG, H. J.; KIM, C. H. Zoeal stages of *Alpheus brevicristatus* De Haan, 1849 (Decapoda, Caridea, Alpheidae) with a key to the first zoeal larvae of three Korean *Alpheus* species. **Korean Journal of Biological Sciences**, v. 2, n. 2, p. 187–193, 1998.

_____; KIM, C. H. Early zoeas of two snapping shrimps *Alpheus digitalis* de Haan, 1850 and *Alpheus japonicus* Miers, 1879 (de capo da, Caridea, Alpheidae) with notes on the larval character of the Alpheidae. **Korean Journal of Biological Sciences**, v. 6, n. 2, p. 95–105, 2002.

ZIEGLER, T. A.; FORWARD, R. B. Larval release rhythm of the mole crab *Emerita talpoida* (Say). **Biological Bulletin**, v. 209, n. 3, p. 194–203, 2005.