



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PAULO RICARDO COSTA MARIANO DE SOUZA

**ORGANIZAÇÃO SOCIAL, PROPORÇÃO SEXUAL E DIMORFISMO SEXUAL
COMO INDICADORES DO SISTEMA DE ACASALAMENTO NO CARANGUEJO-
ERVILHA *Austinixa leptodactyla* (COELHO, 1997) (DECAPODA, BRACHYURA,
PINNOTHERIDAE)**

Recife
2023

PAULO RICARDO COSTA MARIANO DE SOUZA

**ORGANIZAÇÃO SOCIAL, PROPORÇÃO SEXUAL E DIMORFISMO SEXUAL
COMO INDICADORES DO SISTEMA DE ACASALAMENTO NO CARANGUEJO-
ERVILHA *Austinixa leptodactyla* (COELHO, 1997) (DECAPODA, BRACHYURA,
PINNOTHERIDAE)**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Bacharelado em
Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Pernambuco, como requisito
parcial para obtenção do título de Bacharel
em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr Patricio Alejandro Hernáez Bové

Recife
2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Souza, Paulo Ricardo Costa Mariano de.

Organização social, proporção sexual e dimorfismo sexual como indicadores do sistema de acasalamento no caranguejo-ervilha *Austinixa leptodactyla* (Coelho, 1997) (Decapoda, Brachyura, Pinnotheridae) / Paulo Ricardo Costa Mariano de Souza. - Recife, 2023.

71 : il., tab.

Orientador(a): Patricio Alejandro Hernández Bové

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas - Bacharelado, 2023.

1. Crustacea. 2. Monogamia. 3. Poligamia. 4. Simbiose. I. Bové, Patricio Alejandro Hernández . (Orientação). II. Título.

590 CDD (22.ed.)

PAULO RICARDO COSTA MARIANO DE SOUZA

**ORGANIZAÇÃO SOCIAL, PROPORÇÃO SEXUAL E DIMORFISMO SEXUAL
COMO INDICADORES DO SISTEMA DE ACASLAMENTO NO CARANGUEJO-
ERVILHA *Austinixa leptodactyla* (COELHO, 1997) (DECAPODA, BRACHYURA,
PINNOTHERIDAE)**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Bacharelado em
Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Pernambuco, como requisito
parcial para obtenção do título de Bacharel
em Ciências Biológicas.

Aprovado em: 29/08/2023

BANCA EXAMINADORA

Dr. Patrício Alejandro Hernáez Bové (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

MSc. Pedro Henrique da Paixão e Silva (Examinador 1)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida (Examinador 2)
Universidade Federal de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a oportunidade de cursar ciências biológicas, que me permitiu conhecer ainda mais a vida que nos circunda.

Nesse processo, fui capaz de conhecer pessoas que eu não imaginava que seriam tão importantes para mim. Dessa forma, agradeço fortemente as pessoas que esbarraram em mim durante esses 5 anos de curso, que eu posso chamar convictamente de amigos.

Agradeço, então, à Tainah, José Lauriano, Tainá, Ailton, Lucas, Gabi, Sabrina, Bruna, Hanne, Giovana, Amaury, Rafael, Yasmim, dentre todos os amigos da Universidade que compartilharam dessa história comigo.

Agradeço a todas as pessoas que me acolheram no Laboratório de Carcinologia. Ao coordenador, Prof. Dr. Jesser Fidelis de Souza-Filho, que me acolheu em seu laboratório, e de forma especial a meu orientador, Dr. Patricio Hernáez, que mesmo com minhas dificuldades sempre teve paciência comigo, me ajudando, me ensinando e me guiando. O meu futuro profissional será determinado em grande parte pelos seus ensinamentos.

Para as pessoas fora da Universidade, também ofereço minha sincera gratidão. Obrigado, Heloiza, por sempre me ajudar e por sempre manter minha mente limpa e tranquila. Sua presença foi fundamental para esse capítulo da minha história. Te amo! Obrigado Bruna, Ariel, Julia, Annabeth, minhas amigas para toda a vida, assim como João e Guilherme, meus melhores amigos que considero como irmãos. Amo todos vocês.

Por fim, agradeço à minha família, sem vocês nada disso seria possível. Não tenho palavras para demonstrar a minha gratidão a vocês. Como minha mãe, Joana D'arc, que sempre me levava para a parada de ônibus bem cedo de manhã. Meu pai, Ricardo Mariano, por sempre me proteger e cuidar de mim nesse processo. E minha irmã, Mariana Costa, por sempre ser minha fonte de desabafo e acolhimento. Meu amor por vocês não possui palavras de expressão.

RESUMO

A teoria prevê dimorfismo sexual acentuado em termos do tamanho corporal e estruturas especializadas usadas como armas (p.ex., quelípodos) e uma organização social complexa em espécies com sexos separados em que existe uma intensa competição sexual masculina por fêmeas receptivas e dimorfismo sexual reduzido ou inexistente e a formação de pares macho-fêmea em espécies onde a competição entre machos é trivial. Aqui, testamos essa hipótese usando o caranguejo-ervilha *Austinixa leptodactyla*, simbiote nas galerias de camarões-fantasma do gênero *Neocallichirus* (Callichiridae), como modelo. Para isso, foram examinados, durante o ano 2021, o padrão de uso do hospedeiro (ou seja, organização social), proporção sexual, dimorfismo sexual, presença de acasalamento seletivo e crescimento relativo desta espécie em uma população da região Nordeste do Brasil. Os indivíduos coletados foram 129, 62 machos e 67 fêmeas, incluindo 29 fêmeas ovígeras. Os resultados mostraram que *A. leptodactyla* habita as galerias de seu hospedeiro solitariamente (61% do total de indivíduos coletados) e em menor proporção como pares, estes últimos sendo a maioria compostos por um macho e uma fêmea. As fêmeas ovígeras foram encontradas vivendo solitariamente ou associadas a machos formando casais heterossexuais, o que sugere que a formação de pares não é por longo prazo. Além disso, não foi observado acasalamento seletivo por tamanho. De acordo com o esperado para espécies monogâmicas, a proporção sexual não diferiu significativamente da relação teórica 1:1. Também, não foi detectado dimorfismo sexual entre o tamanho corporal e o quelípodo maior de machos e fêmeas. Nossos resultados apoiam a ideia de que *A. leptodactyla* está em uma fase intermediária entre a monogamia e a poligamia, sugerindo que nesta espécie a competição entre machos por fêmeas receptivas é bem mais fraca. Aspectos como a ausência de dimorfismo sexual e uma proporção sexual equilibrada apoiam a hipótese de monogamia, enquanto que a poligamia é apoiada pela existência de um estilo de vida principalmente solitário, que inclui a presença de fêmeas ovígeras também solitárias.

Palavras-chave: Crustacea; Monogamia; Poligamia; Simbiose.

ABSTRACT

Theory predicts marked sexual dimorphism in terms of body size and specialized structures used as weapons (e.g., chelipeds) and complex social organization in species with separate sexes where there is intense male sexual competition for receptive females and reduced sexual dimorphism or non-existent and the formation of male-female pairs in species where competition between males is weak or trivial. Here, we tested this hypothesis using the pea crab *Austinixa leptodactyla*, a symbiont in the galleries of ghost shrimps of the genus *Neochallichirus* (Callichiridae), as a model. For this, we examined the pattern of host use (i.e., social organization), sex ratio, sexual dimorphism and relative growth of this species during 2021 in a population from northeastern Brazil. A total of 129 crabs were collected, 62 males and 67 females, including 29 ovigerous females. The results showed that *A. leptodactyla* inhabits its host's galleries in solitary (61% of the total number of individuals collected) and to a lesser extent in pairs, the latter being mostly composed of a male and a female. Ovigerous females were found living alone or associated with males forming heterosexual couples, which suggests that pair formation is not long-term. In addition, size-assortative pairing was not observed. As expected for monogamous species, the sex ratio did not differ significantly from the theoretical 1:1 ratio. Also, no sexual dimorphism was detected between body size and the largest cheliped of males and females. Our results support the idea that *A. leptodactyla* is in an intermediate phase between monogamy and polygamy, suggesting that in this species competition between males for receptive females is much weaker, with male-female pairs occurring more frequently than that found by the chance. Absent of a sexual dimorphism in terms of body and chelipeds and the existence of a sex ratio evenness supported the monogamy hypothesis, while hypothesis polygamy is supported by the existence of a solitary lifestyle, which included the presence of solitary ovigerous too.

Keywords: Crustacea; Monogamy; Polygamy; Symbiosis.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	13
2.1 Sistemas de acasalamento no reino animal	13
2.1.1 Determinantes dos sistemas de acasalamento no reino animal.....	13
2.2 Sistemas de acasalamento nos crustáceos	15
2.2.1 Fatores que influenciam os sistemas de acasalamento em crustáceos ...	16
2.2.2 Monogamia	17
2.2.3 Monogamia social	19
2.2.4 Poligamia	20
2.2.4.1 Poliginia.....	21
2.2.4.2 Poliandria	22
2.2.4.3 Poliginandria.....	23
2.2.5 Busca Pura.....	25
2.2.6 Guarda de acasalamento	27
2.3 Indicativos dos sistemas de acasalamento	28
2.3.1 Organização social.....	28
2.3.2 Dimorfismo sexual e crescimento relativo.....	29
2.3.3 Proporção sexual	30
2.3.4 Acasalamento seletivo.....	31
2.4 Sistemas de acasalamento nos caranguejos-ervilha	32
3 OBJETIVOS.....	34
3.1 Objetivo geral	34
3.2 Objetivos específicos	34
4 MATERIAIS E MÉTODOS	35
4.1 Área de estudo e amostragem de caranguejos.....	35
4.2 Organização social e proporção sexual.....	37
4.3 Dimorfismo sexual e acasalamento seletivo.....	38
4.4 Fases ontogenéticas e crescimento alométrico.....	38
5 RESULTADOS.....	41
5.1 Organização social e proporção sexual.....	41
5.2 Dimorfismo sexual e acasalamento seletivo.....	43
5.3 Fases ontogenéticas e crescimento alométrico.....	44

6 DISCUSSÃO	47
7 CONCLUSÃO	53
REFERÊNCIAS.....	54

1 INTRODUÇÃO

A simbiose é uma estratégia evolutiva na qual organismos de diferentes espécies vivem juntos, geralmente com benefícios para um ou ambos os indivíduos envolvidos (de Bary, 1879; Oulhen *et al.*, 2016). Nesta interação ecológica, o hospedeiro oferece de forma direta ou indireta refúgio e benefícios importantes para a sobrevivência e o desenvolvimento do simbiote, incluindo a proteção contra predadores (Maynard-Smith, 1974; Persson e Eklov, 1995), condições ambientais estressantes (Gabel *et al.*, 2008; Schwarzkopf e Alford, 1996) e o acesso a alimento e/ou parceiros sexuais (Gosselin e Chia, 1995; Ocampo *et al.* 2012; Sainte-Marie *et al.*, 1999; Stauber, 1945). Em particular, dentro dos crustáceos, os caranguejos da família Pinnotheridae De Haan, 1833 (Brachyura), além de constituírem um clássico exemplo de grupo simbiótico, têm uma história filogenética fortemente ligada a diferentes clados de invertebrados (Baeza e Hernáez, 2015; McDermott, 2005).

Esta família de caranguejos possui aproximadamente 300 espécies (WoRMS, 2023), sendo popularmente conhecida como caranguejos-ervilha (*'pea crabs'*, em inglês) devido à sua aparência externa lisa e formato de corpo arredondado (Manning e Felder, 1989; Ng *et al.*, 2008). Como simbiontes, os caranguejos-ervilha desenvolvem estreitas relações ecológicas com uma ampla variedade de hospedeiros, como em *Zaops ostreum* (Say, 1817) e *Austinotheres angelicus* (Lockington, 1877), podem ser encontradas habitando a cavidade do manto de gastrópodes e bivalves (Schmitt *et al.*, 1973) e, *Pinnaxodes chilensis* (H. Milne Edwards, 1837) e *Pinnixa barnharti* Rathbun, 1918, que usam como refúgio o intestino de ouriços-do-mar e holotúrias, respectivamente (Baez e Martinez, 1976; Campos e Campos, 2012). Várias outras espécies do gênero *Pinnixa* e *Austinixa* habitam as galerias construídas por poliquetas (filo Annelida), por exemplo, dos gêneros *Urechis*, *Axiothella*, *Pectinaria*, e também, em galerias de camarões-fantasma dos gêneros *Callichirus*, *Lepidophthalmus* e *Neocallichirus* (Baeza e Hernáez, 2015; Campos e Campos, 2012; Hernáez, 2018; João e Hernáez, 2021).

Os caranguejos-ervilha habitam seus hospedeiros de forma solitária, em pares ou em pequenos grupos de indivíduos, pelo qual o estudo da organização social (ou seja, tamanho do grupo e composição) pode ajudar a desvendar a prevalência de um determinado sistema de acasalamento nestas espécies (João e Hernáez, 2021). As espécies que ocorrem em pares heterossexuais são esperadas de ser monógamas,

ou seja, um par compartilhando um micro-habitat por um período que ultrapassa um ciclo reprodutivo. Por outro lado, as espécies solitárias ou que habitam em grupos em seus respectivos hospedeiros, não são de esperar que sejam monogâmicas (Bauer, 2000, 2004; Correa e Thiel, 2003; Shuster, 2007; Subramoniam, 2013). Os caranguejos-ervilha *Austinixa transversalis* (Milne Edwards & Lucas, 1842) e *Tubicolixa chaetoptera* (Stimpson, 1860) habitam seus respectivos hospedeiros como pares socialmente monogâmicos (McDermott, 2005), enquanto que várias outras espécies, como *Z. ostreum* e *Fabia subquadrata* Dana, 1851, parecem ser altamente promíscuas, com machos trocando de hospedeiros em procura de fêmeas receptivas na primeira (Christensen e McDermott, 1958) e machos e fêmeas formando enxames de acasalamento na segunda (Pearce, 1966). Em outras espécies simbiotes de camarões-fantasma do gênero *Callichirus* como *Pinnixa valdiviensis* Rathbun, 1907 e *Austinixa patagoniensis* (Rathbun, 1918), é evidente uma ampla plasticidade social, com caranguejos habitando galerias tanto de forma solitária, quanto em pares, ou em grupos de mais de três caranguejos por galeria (Baeza e Hernáez, 2015; João e Hernáez, 2021).

A evolução corporal dos caranguejos-ervilha está em íntima relação com seus respectivos hospedeiros (Baeza e Thiel, 2007). Como resultado disso, certas características morfológicas destes organismos (p. ex., espécies dos gêneros *Austinixa* e *Pinnixa*), como uma carapaça mais larga que comprida, permite uma melhor movimentação dos caranguejos entre diferentes hospedeiros no ambiente, possibilitando a busca por novos refúgios e parceiros sexuais (Heard e Manning, 1997). Dessa forma, o formato do corpo e as estruturas corporais usadas como armas (ou seja, quelípodos) estão intimamente ligados ao sistema de acasalamento destas espécies, cuja principal consequência evolutiva é a ausência ou presença de dimorfismo sexual nas espécies monogâmicas e não monogâmicas, respectivamente (João e Hernáez, 2021). Assim, nas espécies de caranguejos-ervilha monogâmicas, como *A. transversalis* e *T. chaetoptera*, não existem diferenças significativas entre o tamanho corporal de machos e de fêmeas (Baeza, 1999; McDermott, 2005), enquanto que em espécies com uma notória promiscuidade, como *A. patagoniensis*, *Dissodactylus crinitichelis* Moreira, 1901, *Z. ostreum*, os machos são significativamente menores em tamanho corporal que as fêmeas, além de mostrar um crescimento alométrico positivo dos quelípodos em comparação com quelípodos

isométricos nas fêmeas (Alves *et al.*, 2017; Christensen e McDermott, 1958; João e Hernáez, 2021).

O caranguejo-ervilha *Austinixa leptodactyla* (Coelho, 1997) é uma das quatro espécies do gênero reportada para a costa do Atlântico Sul Ocidental (Theil e Felder, 2020). A espécie é endêmica da costa brasileira, presente entre os estados de Pará e Bahia (Almeida *et al.*, 2010). Esta espécie habita nas praias arenosas, mas há registros de indivíduos coletados em fundos lamacentos de regiões estuarinas associadas a tubos de anelídeos e calianasídeos (Coelho, 1997). Sua distribuição batimétrica cobre desde a zona entremarés até 39 metros de profundidade (Bezerra *et al.*, 2006), sendo principalmente abundante na zona entremarés (Hernáez, 2018). Apesar de ser uma espécie descrita há mais de duas décadas, a história natural de *A. leptodactyla* é praticamente desconhecida, sendo inclusive não considerada em uma recente análise filogenética do gênero *Austinixa* (Thiel e Felder, 2020), devido à falta de espécimes depositados em coleções zoológicas e consequente à falta de registros desta espécie na costa do Brasil.

A compreensão do sistema de acasalamento de determinada espécie possui grande impacto em sua conservação, pois espécies que apresentam determinados padrões de acasalamento demandarão diferentes estratégias de manejo (Frankham *et al.*, 2008). Além disso, qualquer que seja o sistema adotado por estas espécies, os estudos que abordam a determinação do sistema de acasalamento são de grande importância para desvendar os fatores que moldaram os processos evolutivos de cada linhagem filogenética (João e Hernáez, 2021). Dessa forma, o objetivo deste estudo foi investigar a organização social (ou seja, o padrão do uso do hospedeiro), proporção sexual, dimorfismo sexual, acasalamento seletivo e o crescimento relativo no caranguejo-ervilha *Austinixa leptodactyla* da costa do Brasil. A população estudada ocorre em simbiose dentro das galerias de camarões-fantasma entremarés do gênero *Neocallichirus*. A teoria prevê dimorfismo sexual acentuado em termos do tamanho corporal e estruturas especializadas usadas como armas (p.ex., quelípodos) e uma estrutura social complexa em espécies com sexos separados em que existe uma intensa competição sexual masculina por fêmeas receptivas e dimorfismo sexual reduzido ou inexistente e a formação de pares heterossexuais em espécies onde a competição entre machos é trivial (Andersson, 1994; Emlen e Oring, 1977; Huber, 2005; Shuster e Wade, 2003). Aqui, testamos essa hipótese usando as informações

da história natural de *A. leptodactyla* como indicadores do sistema de acasalamento desta espécie.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Sistemas de acasalamento no reino animal

Os sistemas de acasalamento no reino animal foram discutidos pela primeira vez em termos evolutivos por Charles Darwin (1871) em '*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*' e é definido como a estratégia comportamental geral empregada na obtenção de parceiros sexuais em espécies com reprodução sexuada. Os sistemas de acasalamento abrangem características como o número de parceiros adquiridos (número de cópulas), a forma de aquisição dos parceiros, o grau de ligação do casal e os padrões de cuidado parental fornecidos por cada sexo (Emlen e Oring, 1977).

No processo de escolha e obtenção dos parceiros, os animais desenvolveram estratégias comportamentais típicas a fim de maximizar seu sucesso reprodutivo, o que resulta em uma ampla diversidade de padrões de acasalamento entre as espécies animais (Shuster e Wade, 2003). Portanto, diferentes tipos de sistemas de acasalamento evoluíram independentemente em diferentes táxons em respostas às condições ambientais nas quais os animais se adaptaram para sobreviver e se reproduzir (Subramoniam, 2016). Desta forma, no que se refere ao número de cópulas, os sistemas de acasalamento são frequentemente classificados como monogâmicos ou não monogâmicos (por exemplo, poligamia) (Emlen e Oring, 1977). A monogamia ocorre quando o macho e a fêmea se acasalam entre si por um período de tempo ou toda a sua vida (Klug, 2010). Porém, quando os indivíduos possuem mais de um parceiro reprodutivo, é chamado de poligamia (Kim et al., 2004). A poligamia pode ser dividida em: poliginia (um macho acasala com mais de uma fêmea), poliandria (uma fêmea copula com diferentes machos) e poliginandria (cada macho e fêmea possuem de dois a vários parceiros) (Kim et al., 2004).

2.1.1 Determinantes dos sistemas de acasalamento no reino animal

Darwin (1859), através de sua explicação sobre o mecanismo da seleção natural, percebeu que diversas características não auxiliavam na sobrevivência dos organismos e, até mesmo, poderia reduzi-la. Diferente da seleção natural, essas características especiais, discutidas por Darwin, evoluíram no momento em que eram

selecionadas sexualmente, caso aumentassem o sucesso reprodutivo do indivíduo (Andersson, 1994). A seleção sexual possui dois mecanismos. A intrasexual e a intersexual (Andersson, 1994; Costa, 2014). Na seleção intrasexual, os indivíduos do mesmo sexo competem entre si, o que pode culminar, a exemplo, na evolução de estruturas utilizadas em interações agonísticas (como o chifre de besouros rinocerontes) para o acesso ao sexo oposto (Emlen, 2000). Diferentemente, a seleção intersexual é baseada na escolha do parceiro através da interação entre os sexos, como, por exemplo, nas cores vibrantes nas penas de machos em aves (Brennan, 2012). Portanto, a estrutura dos sistemas de acasalamento no reino animal é influenciada por diversos fatores ecológicos e biológicos, como a distribuição temporal e espacial de recursos e parceiros, assim como a proporção sexual operacional, sob as quais a seleção sexual pode atuar direta ou indiretamente (Del Claro, *et al.*, 2009).

Segundo Emlen e Oring (1977), a distribuição de recursos resulta em sistemas de acasalamento específicos. Em suas hipóteses, quando os recursos estão agrupados, é possível que somente alguns organismos da população sejam capazes de monopolizá-los (Emlen e Oring, 1977). Dessa forma, a seleção sexual é mais intensa, favorecendo a competição entre indivíduos do mesmo sexo, selecionando aqueles com maior potencial para monopolizar os recursos e os parceiros sexuais, tal qual ocorre em espécies poligâmicas (Andersson, 1994). Em pinípedes (focas, morsas, leões marinhos), por exemplo, as fêmeas utilizam locais escassos para o parto, resultando em competição entre machos pelo monopólio desses espaços, ocorrendo uma intensa seleção sexual que resulta em um elevado dimorfismo sexual e à intensidade nos comportamentos agressivos (Harrison, 1968). Em oposição, quando os recursos são distribuídos de forma uniforme no espaço, a oportunidade de monopolizá-los é limitada, o que resultaria em territorialismo, diminuindo o potencial para acasalamentos múltiplos e favorecendo a monogamia (Costa, 2014; Shuster e Wade, 2003). Com isso, a seleção sexual é fraca, por pouca ou nenhuma competição existente entre os recursos, onde a aptidão poderia ser maximizada através do cuidado biparental (Costa, 2014; Lott, 1991). O mesmo vale para a distribuição temporal de parceiros, onde, por exemplo, fêmeas que se tornam receptivas ao mesmo tempo, ou ativas por um período específico de tempo, existe baixo potencial para monopolizá-las, resultando em monogamia (Emlen e Oring, 1977). Porém, a assincronia na receptividade das fêmeas leva a um potencial para os machos realizarem múltiplas cópulas, devido à disponibilidade de fêmeas receptivas em

diferentes períodos, o que é visto em espécies poligâmicas (Emlen e Oring, 1977). Por exemplo, no caranguejo *Metacarcinus gracilis* (Dana, 1852), as fêmeas possuem receptividade assíncrona, então os machos competem agressivamente entre si para o acesso às fêmeas escassas na população (Subramoniam, 2013).

A proporção sexual operacional é outro importante fator para a determinação do sistema de acasalamento e em como a seleção sexual irá atuar na população (Del Claro *et al.*, 2009). A tendência da proporção dos sexos na população é utilizada frequentemente como indicativo para avaliar qual dos dois sexos irá competir entre si pelo acesso às cópulas, portanto, determinando como irá se comportar a seleção sexual na população (Kvarnemo e Ahnesjö, 1996). Por exemplo, uma tendência na proporção sexual para os machos é comum de se esperar a poliginia, selecionando machos com maior potencial para o acesso às fêmeas (Andersson, 1994). Diferentemente, quando é direcionado para as fêmeas, espera-se que ocorra poliandria (Costa, 2014). Porém, na literatura é comum de se observar um comportamento monogâmico no momento em que a proporção sexual não é tendenciosa para ambos os sexos, dessa forma, a competição intrasexual e, conseqüentemente, a seleção sexual, é fraca (Andersson, 1994; Correa e Thiel, 2003).

2.2 Sistemas de acasalamento nos crustáceos

É destacado na literatura que os crustáceos apresentam uma considerável diversidade em relação aos seus sistemas de acasalamento (Bauer e Martin, 1991; Bauer e Thiel, 2011; Duffy e Thiel, 2007). Além disso, os fatores que atuam como determinantes dos seus sistemas de acasalamento também são diversos (Subramoniam, 2016). Tais fatores estão relacionados aos padrões de história de vida das espécies, a influência ecológica, morfologia funcional de cópula, dentre outros que funcionam como determinantes para a categorização dos sistemas de acasalamento presentes em crustáceos (Subramoniam, 2016).

As relações funcionais e evolutivas entre os sistemas de acasalamento de crustáceos se encontram resumidas em várias obras clássicas da literatura mundial (Bauer, 2000, 2004; Correa e Thiel, 2003; Shuster, 2007; Subramoniam 2013). Nelas, se reconhecem quatro sistemas básicos de acasalamento em crustáceos: (1) monogamia, onde há uma associação entre dois indivíduos do sexo oposto para

reproduzir ou compartilhar um microhabitat por período de tempo superior a um ciclo reprodutivo; (2) poligamia, onde pelo menos alguns dos indivíduos têm múltiplos parceiros (poliginia, poliandria e poliginandria); (3) guarda de acasalamento (*'mate guarding'*), onde um macho protege a fêmea de outros machos para ser o único progenitor de sua prole; e (4) busca pura (*'pure searching'*), onde o sucesso de acasalamento dos machos depende principalmente da capacidade dos machos de encontrar (e acasalar) com o maior número possível de fêmeas receptivas. Cada uma destas estratégias de acasalamento traz consigo uma série de consequências morfológicas e ecológicas, que são o resultado das principais forças evolutivas atuando sobre os organismos (Eberhard *et.al*, 1983).

2.2.1 Fatores que influenciam os sistemas de acasalamento em crustáceos

Existem fatores que influenciam os sistemas de acasalamento em crustáceos, determinando a formação de diferentes sistemas de acasalamento, bem como associações de acasalamento (Madrid *et al.*, 2020; Subramoniam, 2016). A anisogamia, que é a diferença no tamanho entre gametas femininos e masculinos, que é característica de todos os animais que se reproduzem sexualmente, é um desses fatores (Cothran e Thiel, 2020). Como consequência, o sucesso reprodutivo em machos está relacionado a capacidade de acasalar com o máximo número de fêmeas, enquanto que nas fêmeas é maximizado pela escolha de parceiros (Clutton-Brock e Parker, 1992). Portanto, os efeitos da anisogamia nos sistemas de acasalamento se relacionam com o maior potencial de fecundidade nas fêmeas, o cuidado parental (principalmente por fêmeas), comportamentos de busca de parceiras pelos machos e competição intrasexual pelo acesso às fêmeas, tendendo, portanto, à poliginia (Subramoniam, 2016).

Outro fator é a disponibilidade de fêmeas reprodutoras na população (Correa e Thiel, 2003; Subramoniam, 2016). Geralmente, em crustáceos, as fêmeas são mais limitantes na população, produzindo menos ovos, enquanto que machos produzem uma maior quantidade de gametas, estando disponíveis para reprodução ao longo de sua vida reprodutiva (Subramoniam, 2016). Com isso, a proporção sexual operacional é determinante para a estruturação de um sistema de acasalamento, onde geralmente ela está tendenciosa para o número de machos na população (Correa e Thiel, 2003).

A receptividade em fêmeas também é outro fator importante na determinação dos sistemas de acasalamentos em crustáceos, pois está relacionado à disponibilidade de fêmeas que estão ativas no processo de acasalamento (Shuster e Wade, 2003). Em crustáceos, existe uma variação quanto a receptividade nas fêmeas, afetando o comportamento pré e pós-copulatório nos machos (Waddy e Aiken, 1991). Por exemplo, em espécies de *Brachyura* das famílias Cancridae e Portunidae, a receptividade em fêmeas, quando elas estão mudadas, favorece o comportamento de acasalamento nos machos sempre que essas fêmeas estejam com os ovários maduros (Subramoniam, 2016). Por outro lado, em Grapsidae e Ocypodidae, a receptividade ocorre no período de intermuda (condição de casca dura) o que favorece os processos de competição masculina pelas fêmeas receptivas (Subramoniam, 2016). Já em outras espécies, como da família Majidae, as fêmeas são continuamente receptivas, apesar de que sua capacidade de atrair machos depender do estado de desenvolvimento de seus ovários (Diesel, 1991).

2.2.2 Monogamia

Definida como o sistema de acasalamento onde um indivíduo se reproduz sexualmente com apenas um parceiro do sexo oposto, a monogamia é relatada em diversas espécies de crustáceos, onde não necessariamente os machos se envolvem no cuidado parental (Subramoniam, 2016). Em crustáceos, o acasalamento pode ou não estar associado à muda, quando associado, a formação de pares heterossexuais ocorre depois que os machos se envolvem na guarda da fêmea, quando esta está próxima de realizar a muda ou de gerar um novo conjunto de ovos não fertilizados (Subramoniam, 2016).

Existem dois tipos de monogamia em crustáceos evidenciados por Wickler e Seibt (1981): (1) Monogamia sexual (ou genética), que significa a associação exclusiva, onde um indivíduo se reproduz sexualmente com apenas um parceiro do sexo oposto (De Vasconcelos, 2015; Reichard, 2003); e (2) a monogamia social, onde existe a associação comportamental de longo prazo entre dois adultos heterossexuais como um sistema social, não implicando na reprodução exclusiva entre os mesmos (Wittenberg e Tilson, 1980; Reichard, 2003). No primeiro caso, muitas vezes é necessário a análise de parentesco genético para confirmação (Reichard, 2003).

A forma que a monogamia funciona é bastante diversa dentre os crustáceos. Em muitos crustáceos, por exemplo, os machos garantem pouco auxílio à parceira sexual, mas para garantir que ele terá uma parceira de acasalamento, o macho permanece com a fêmea após a inseminação até ela ficar novamente receptiva, o que é chamado de “monogamia de guarda de acasalamento” (Subramoniam, 2016; Martin, *et al.*, 2016). Por outro lado, muitos camarões, que formam pares heterossexuais, vivem simbioticamente em outros invertebrados marinhos, cooperando entre si para garantir a defesa do seu hospedeiro, que é essencial para a sobrevivência e produção de descendentes (Baeza, 2008). A “monogamia estendida” é outro exemplo, onde os machos formam pares com fêmeas até a mesma passar pelo processo de muda (Martin *et al.*, 2016; Subramoniam, 2016). Nesse meio tempo, ocorre competição entre os machos para proteção de sua parceira. Porém, não existe fidelidade masculina nesse caso, abandonando sua parceira caso haja fêmeas em processo de muda nas proximidades (Subramoniam, 2013).

O sistema de acasalamento monogâmico é bastante conhecido em diversos grupos de crustáceos, como os isópodes, estomatópodes, camarões carídeos e caranguejos, muitos dos quais vivem associados a outros invertebrados marinhos, como recifes de corais, esponjas e equinodermos (Correa e Thiel, 2003; Cothran e Thiel, 2020; Martin *et al.*, 2016; Subramoniam, 2013). Em estomatópodes, por exemplo, a monogamia pode estar envolvida com o alto custo na construção de galerias, além de alto risco predatório em se movimentar entre elas. Por exemplo, *Lysiosquilla maculata* (Fabricius, 1793), que forma pares heterossexuais dentro de galerias, onde permanecem juntos por meses até a morte de um dos pares (Ahyoung *et al.*, 2017; Oya, *et al.*, 2022). No caranguejo-ervilha *Holotheres halingi* (Hamel, Ng & Mercier, 1999), existe uma associação parasítica no trato respiratório do holoturóide *Holothuria scabra* (Jaeger, 1833), na qual a formação de pares heterossexuais impede a entrada de outros machos, sendo, portanto, permanente (Hamel *et al.*, 1999). Já nos camarões carídeos, a monogamia evoluiu através da fidelidade entre os sexos para permanecer, defender e compartilhar um refúgio específico (Subramoniam, 2016). Em espécies do gênero *Alpheus*, por exemplo, existe uma extensão no tempo em relação a guarda da parceira pelo macho, que abrange todo ciclo reprodutivo feminino (Bauer, 2004). Além disso, as baixas densidades populacionais, a distribuição dos refúgios e altas taxas de predação são determinantes para limitar os encontros entre machos e fêmeas extra-par (Thiel e Baeza, 2001).

2.2.3 Monogamia social

Diferente da monogamia genética (verdadeira monogamia), onde a associação entre machos e fêmeas ocorre de forma exclusiva, a monogamia social é definida por Wickler e Seibt (1981) como o vínculo de acasalamento, não necessariamente exclusivo, que é sustentado ao longo de uma estação de acasalamento ou que se estende por toda a vida do animal. Nesse tipo de associação, que é muito mais comum que a monogamia genética, pode existir o envolvimento com cópulas extra-par, portanto as espécies podem ser consideradas geneticamente poligâmicas (Reichard, 2003).

A monogamia social evoluiu diversas vezes em uma grande quantidade de táxons animais, o que inclui insetos, peixes, anfíbios, mamíferos, aves e crustáceos (Lack, 1968). Várias hipóteses foram desenvolvidas para explicar a evolução da monogamia social, como é o caso do cuidado parental, possuindo um papel importante para a formação desse sistema de acasalamento (Baeza e Thiel, 2007; Kleiman, 1977; Lack, 1968). Porém, esse fato não se aplica aos decápodes marinhos, onde apenas as fêmeas cuidam dos ovos fertilizados, e nenhum dos parceiros possuem cuidado parental com as larvas (Subramoniam, 2016). A hipótese da cooperação territorial é outra explicação para a evolução da monogamia social, corroborada pelo fato de a maioria das espécies monogâmicas serem territoriais (Emlen e Oring 1977; Hixon, 1987; Wickler e Seibt, 1981). A cooperação traz benefícios para ambos os sexos, diminuindo, por exemplo, o risco de serem expulsos por intrusos, tal como é observado em *Alpheus armatus* Rathbun, 1901 (Asakura, 2009; Knowlton, 1980). Além disso, existe a hipótese de guarda estendida do parceiro, onde a monogamia social pode resultar de machos que guardam fêmeas durante um ou vários ciclos reprodutivos (Kleiman 1977; Wickler e Seibt, 1981). Por exemplo, em *Alpheus heterochaelis* Say, 1818, as fêmeas se tornam receptivas apenas algumas horas após a muda, resultando em uma proteção prolongada pelo macho, maximizando as oportunidades de acasalamento (Rahman *et al.*, 2003).

Outra explicação para a evolução da monogamia social em crustáceos é a partir da associação simbiótica existente entre camarões carídeos e outros invertebrados marinhos, como equinodermos, corais e esponjas (Bauer, 2007; Bauer e Thiel, 2011). Por exemplo, camarões do gênero *Synalpheus* e *Lysmata* possuem

um estilo de vida simbiótico, com a maioria praticando a monogamia social (Bauer, 2007). Baeza e Thiel (2007), em continuidade, previram que a monogamia evoluiu quando os hospedeiros são pequenos (sustentando poucos indivíduos) e relativamente raros, além de existir alto risco de predação. Nessas circunstâncias, os movimentos entre os hospedeiros são restritos, ocorrendo a monopolização dos hospedeiros pelos pares heterossexuais, permitindo maximizar o sucesso reprodutivo do casal (Bauer, 2007; Subramoniam, 2016). Tal hipótese foi apoiada por Baeza (2008) através de um estudo realizado com a espécie *Pontonia margarita* Smith in Verrill, 1869, camarão que realiza simbiose com a ostra *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856). Os machos dessa espécie habitam indivíduos hospedeiros com uma única fêmea por um longo período de tempo, envolvendo um ou vários ciclos reprodutivos, sendo, portanto, considerado socialmente monogâmico (Baeza, 2008). Outra espécie simbiótica, como o grapsídeo *Planes minutus* (Linnaeus, 1758), se associa com tartarugas-marinhas da espécie *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758), formando pares heterossexuais (Pfaller *et al.*, 2014). A tartaruga-marinha hospedeira não suporta mais de dois caranguejos, além do macho não abandonar a fêmeas após a cópula, o que pode facilitar a evolução de monogamia social nesse grupo (Pfaller *et al.*, 2014; Subramoniam, 2016).

2.2.4 Poligamia

A poligamia é definida como o sistema de acasalamento onde ao menos alguns indivíduos possuem múltiplos parceiros (Del Claro, *et al.*, 2009). Segundo Emlen e Oring (1977), a abundância e distribuição de recursos e de fêmeas receptivas no espaço e no tempo são potenciais determinantes ambientais para a poligamia. Nos crustáceos, a poligamia também ocorre dependendo de outros fatores, como a competição espermática e guarda de acasalamento pré e pós-copulatória por machos, além da escolha feminina (Eberhard, 1996; Parker, 1970). A poligamia é relatada em diversos grupos de crustáceos, sendo comumente reportado entre crustáceos malacostracos (Subramoniam, 2016). Por exemplo, o isópode *Ligia dentipes* Budde-Lund, 1885, que mesmo na existência de guarda de parceiro, é reportado poligamia (Santhanakumar *et al.*, 2014). Os machos então, ao copularem com as fêmeas, saem imediatamente em busca de outras fêmeas receptivas (Santhanakumar *et al.*, 2014). No caranguejo-ervilha *Dissodactylus primitivus* Bouvier, 1917, tanto os machos quanto

as fêmeas se movem entre os hospedeiros para procurar parceiros (De Bruyn *et al.*, 2009). Outro exemplo ocorre em *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763), caranguejo em que o comportamento poligâmico ocorre por acasalamento forçado, através do uso dos pereiópodos nos machos para subjugar as fêmeas (Baggio *et al.*, 2011). O sistema de acasalamento polígamo é classificado em poliginia, poliandria e poliginandria.

2.2.4.1 Poliginia

A poliginia é um tipo de poligamia que tem por definição a relação existente de um único macho com duas ou mais fêmeas, sendo considerado o sistema de acasalamento mais comum entre os organismos, pois permite maximizar o sucesso reprodutivo de ambos os sexos (Del Claro, *et al.*, 2009). Os machos aumentam seu sucesso reprodutivo acasalando com diversas fêmeas, enquanto que as fêmeas aumentam seu sucesso reprodutivo aumentando o número de ovos que são produzidos sem precisar realizar múltiplas cópulas (Reynolds, 1996). A poliginia ocorre em condições onde fêmeas estão dispersas no espaço e os machos competem entre si para o acesso às fêmeas receptivas na população, induzindo forte seleção sexual para estruturas de combate nos machos (Emlen e Oring, 1977). Após o acasalamento, os machos então abandonam as fêmeas e retornam o processo de busca e competição por mais parceiras (Bauer e Thiel, 2011).

A poliginia baseada em competição centrada na fêmea e nos recursos é bastante comum dentre os crustáceos (Cothran e Thiel, 2020; Del Claro, *et al.*, 2009; Martin *et al.*, 2016; Subramoniam, 2016). Para tal, a seleção de certos traços morfológicos, como aqueles relacionas às interações agonísticas, aumentam o potencial para machos monopolizarem o acesso aos recursos (incluindo fêmeas) através da competição macho-macho (Andersson, 1994). Dessa forma, muitos crustáceos, principalmente os decápodes, apresentam um forte dimorfismo sexual tanto em relação ao tamanho do corpo, quanto pelos quelípodos (Baeza e Hernáez, 2015; Correa e Thiel, 2003; João e Hernáez, 2021; Peiró *et al.*, 2012). Por exemplo, nos lagostins, os machos possuem quelas maiores em comparação às fêmeas, que são selecionados sexualmente para a competição intrasexual (Subramoniam, 2016). Outros exemplos reportados na literatura são o caranguejo aranha *Inachus phalangium* (Fabricius, 1775) e o camarão da família Alpheidae, *Arete indicus* Coutière, 1903, que possuem um dimorfismo sexual marcante, com machos

apresentando quelas altamente desenvolvidas, utilizadas para o combate (Diesel, 1986; Nakashima, 1987). A poliginia de defesa do hospedeiro também é comum, variando o sistema de acasalamento de acordo com as características do hospedeiro (Subramoniam, 2013). Por exemplo, no isópode *Paracerceis sculpta* (Holmes, 1904), um único macho protege a entrada do seu hospedeiro, garantindo a habitação de várias fêmeas nas quais ele pode copular (Shuster, 1987).

2.2.4.2 Poliandria

Nesta forma de poligamia, uma única fêmea se relaciona com dois ou mais machos (Del Claro *et al.*, 2009). A poliandria parece ser particularmente difundida em decápodes (por exemplo, lagostins, lagostas, caranguejos, camarões), mas também é conhecida de outros grupos, como isópodes, anfípodes e alguns copépodes (Dennenmoser e Thiel, 2015; Johnson, 1982; Moreau *et al.*, 2002; Todd *et al.*, 2005). Por exemplo, no lagostim *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858), as fêmeas acasalam com até cinco machos (Ingle e Thomas, 1974). As consequências da poliandria foram estudadas principalmente da perspectiva dos machos, que podem responder à competição espermática (Duffy e Thiel, 2007; Galeotti *et al.*, 2008). Por exemplo, monitorando a receptividade feminina, guardando o parceiro de forma pré e pós-copulatória, vedando o trato reprodutivo da fêmea com tampões de esperma, diluindo o esperma de competidores com aumento na quantidade de esperma, ou removendo parcialmente o esperma de machos anteriores (Duffy e Thiel, 2007; Galeotti *et al.*, 2008).

Em espécies com estágios ontogenéticos masculinos, ocorre comumente o acasalamento múltiplo através da poliandria de conveniência (Subramoniam, 2016). A hipótese de poliandria de conveniência prevê que as fêmeas irão aceitar cópulas dispensáveis no momento em que o custo de repelir as tentativas de acasalamento do macho são maiores que os custos de acasalamento (Rowe, 1992). É uma poliandria bastante comum em espécies onde as fêmeas receptivas sofrem frequente “assédio” de machos na população, recebendo esperma de vários machos, inclusive dos indesejados (Thiel e Hinojosa, 2003). Porém, nesse processo, as fêmeas podem escolher o esperma de machos preferidos para fertilizar seus ovos (Rowe, 1992).

Por exemplo, Thiel e Hinojosa (2003) observaram o caso de poliandria de conveniência na fêmea do camarão carídeo *Rhynchocinetes typus* H. Milne Edwards,

1837. Esses camarões encontram-se em diferentes estágios ontogenéticos, que diferem entre si quanto suas capacidades morfológicas e fisiológicas (Correa *et al.*, 2003; Thiel e Hinojosa, 2003). A fêmea tem preferência por machos que se encontram no estágio ontogenético denominado '*robustus*', considerados dominantes, que possuem um maior potencial para defender a fêmea e fertilizar toda a ninhada (Correa *et al.*, 2003; Subramoniam, 2016; Thiel e Hinojosa, 2003). Apesar dessa preferência, as fêmeas podem aceitar, por conveniência, espermatozoides de machos em estágios denominados '*typus*' (Subramoniam, 2016). Porém, as fêmeas podem atrasar a desova ou remover os espermatozoides de machos '*typus*', de forma a fertilizar sua ninhada com espermatozoides de machos mais aptos (*robustus*) (Bauer, 2004). Outros exemplos de poliandria em crustáceos são frequentes na literatura, como é o caso do lagostim *Faxonius rusticus* (Girard, 1852), onde a fêmea tende a evitar tentativas de acasalamento de machos com menores quelas, preferindo os com quelas maiores (Snedden, 1990). No caranguejo azul *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896, as fêmeas possuem preferências de acasalamento com machos maiores, resistindo as tentativas de acasalamento por machos pequenos (Jivoff e Hines, 1998). No isópode *Lirceus fontinalis* Rainesque, 1820, as fêmeas possuem capacidade de perceber as condições dos machos, tendendo a preferir aqueles que possuem as melhores condições (Sparkes *et al.*, 2000). Por fim, no camarão escavador *Callichirus islagrande* (Schmitt, 1935), foi evidenciado um caso de poliandria através do uso de marcadores moleculares, onde foi determinado que as massas de ovos das fêmeas são fertilizadas por múltiplos machos (Bilodeau *et al.*, 2005).

2.2.4.3 Poliginandria

A poliginandria envolve vínculos de dois ou mais companheiros em ambos os sexos que, segundo Subramoniam (2013), evoluiu em crustáceos a partir do "sistema de busca pura de acasalamento". Esse sistema é comum de ocorrer em organismos que habitam hospedeiros complexos capazes de suportar muitos simbioss, com machos e fêmeas se movendo livremente entre os hospedeiros (Cothran e Thiel, 2020; Subramoniam, 2016). Os machos, que são menores e mais ágeis que as fêmeas, maximizam seu sucesso reprodutivo vagando entre os hospedeiros em busca de fêmeas, não havendo guarda do hospedeiro ou monopolização pelos machos (Subramoniam, 2016). Outro exemplo é no caranguejo porcelanídeo *Allopetrolisthes*

spinifrons (H. Milne Edwards, 1837), que depois de encontrar fêmeas receptivas, os machos acasalam e abandonam a fêmea imediatamente para continuar procurando por outras na população (Baeza e Thiel, 2000). Simultaneamente, o acasalamento múltiplo de fêmeas também ocorre devido à escolha da fêmea ou à coerção do macho (Subramoniam, 2016). Por exemplo, no caranguejo porcelanídeo *Liopetrolisthes mitra*, (Dana, 1852), que habita um ouriço-do-mar morfológicamente complexo, é observado poliginandria de busca pura (Baeza e Thiel, 2000). No caranguejo *Zebrida adamsii* White, 1847, foi observado outro tipo de poliginandria com fêmeas sedentárias, onde os machos vagam entre os hospedeiros em busca de fêmeas receptivas sem realizar a guarda da parceira (Baeza e Thiel, 2007; Yanagisawa e Hamaishi, 1986).

Enxames de acasalamento ('*mating swarm*' em inglês) é outro caso específico de poliginandria, onde machos e fêmeas se agregam para acasalar promiscuamente e repetidamente, geralmente apresentando vida curta (Cothran e Thiel, 2020). Nesse caso, os indivíduos não possuem territórios ou outros recursos nos quais precisam defender, apresentando proporções sexuais semelhantes e baixa variação na aptidão, onde nenhum comportamento agressivo foi relatado (Pearce, 1966). Nos crustáceos, os enxames de acasalamento ocorrem na coluna d'água. Por exemplo, em misídeos e na maioria dos cumáceos é relatado a ocorrência de enxames planctônicos de acasalamento (Johnson *et al.* 2001). Em alguns anfípodes, como no gênero *Ampelisca*, ocorre enxames de acasalamento, com indivíduos abandonando seus tubos periodicamente para acasalar na coluna d'água (Mills, 1967). Porém, o enxame de acasalamento mais bem descrito ocorrem nos caranguejos-ervilha *Tumidotheres maculatus* (Say, 1818) e *F. subquadrata*, comensais de mexilhões (Pearce, 1966). Os indivíduos dessas espécies abandonam seu hospedeiro e formam enxames de acasalamento em mar aberto, com o macho morrendo no processo e a fêmea retornando ao hospedeiro para crescer e produzir seus ovos (Kruczynski, 1973).

O acasalamento do tipo '*Lek*' é um caso específico de poliginandria, onde os machos se agregam em determinada localidade para atrair fêmeas através de suas características sexualmente selecionadas (Cothran e Thiel, 2020; Emlen e Oring, 1977). Para tal, espera-se alto dimorfismo sexual, com machos apresentando grandes estruturas usadas como armas para defender sua posição dentro do *Lek* (Rowe e Houle, 1996). Portanto, no acasalamento tipo *Lek*, a variação na aptidão masculina se mostra maior do que nos outros tipos de sistemas poliginândricos (como a busca pura e os enxames de acasalamento) (Cothran e Thiel, 2020). Em crustáceos, um dos

exemplos mais bem estudados no acasalamento tipo *Lek* são os ostracodes miolocópídeos bioluminescentes (Oakley, 2005). Nesse comportamento de acasalamento, os machos se agregam e iniciam exibições visuais para atrair fêmeas durante o crepúsculo e o amanhecer (Morin e Cohen, 1991, Gerrish e Morin, 2016). Nesse sistema, existe um tipo de hierarquia, o que é típico para o acasalamento do tipo *Lek*, com alguns machos considerados líderes que são acompanhados por seus seguidores (Shuster e Wade, 2003).

2.2.5 Busca pura

Designado por Wickler e Seibt (1981), a busca pura (*'pure searching'* em inglês) é uma estratégia de acasalamento primitiva em crustáceos, onde machos não investem energia para realizar guarda da parceira (Bauer, 1986). A busca pura ocorre através de competição de embaralhamento, onde a competição de machos por fêmeas é baseada no encontro rápido da parceira e, após a cópula, retornam para a procura de mais fêmeas (Bauer, 1986; Subramoniam, 2016). Nesse sistema de acasalamento, ao contrário de outros, a competição entre machos não é baseada na luta ou defesa da fêmea, mas sim através na estratégia utilizada para a busca rápida de fêmeas (Bauer e Thiel, 2011). Para isso, os machos com menores tamanhos corporais apresentam maior vantagem na procura de fêmeas, quando escassas e dispersas (Bauer e Thiel, 2011). Isso é observado, por exemplo, em copépodes de vida livre, como *Dioithona oculata* (Farran, 1913), e em anfípodes de vida livre, como na família Epimeriidae e Lphimediidae (Ambler *et al.*, 1991). Outro exemplo é no camarão peneídeo *Sicyonia dorsalis* Kingsley, 1878, onde os machos, que não competem entre si, são menores que as fêmeas e possuem pequenos quelípodos (Bauer, 1996). Porém, são as densidades populacionais que determinam as estratégias utilizadas pelos machos para o encontro de fêmeas (Cothran e Thiel, 2020; Palaoro e Beermann, 2020).

Quando as densidades populacionais são altas, não há necessidade de machos investirem em adaptações ou estruturas morfológicas para a procura de fêmeas (Palaoro e Beermann, 2020). Além disso, os indivíduos podem formar agregações de acasalamento, chamadas de “reprodução explosiva”, no momento em que possa existir receptividade feminina sincronizada (Belk, 1991; Wiman, 1981). Com isso, por não precisarem percorrer grandes distâncias, o dimorfismo sexual é

geralmente reduzido (Palaoro e Beerman, 2020). Porém, as fêmeas podem ser, em média, maiores, pois o seu sucesso reprodutivo está relacionado ao número de ovos que produzem (Belk, 1991; Wiman, 1981). Diferentemente, os machos tendem a ser ligeiramente menores, sendo, portanto, capazes de se mover mais rapidamente pela água na procura de parceiras (Blanckenhorn, 2000). Um exemplo de formação de agregações ocorre no gênero *Artemia*. Em *Artemia*, os machos formam agregações, com as fêmeas se juntando aos machos quando estão receptivas (Belk, 1991; Wiman, 1981). Após a cópula bem-sucedida, os machos continuam em busca de novas parceiras (Pearse 1913; Wiman, 1979).

Em contraste, com densidades populacionais menores, se torna difícil o encontro de novas parceiras sexuais (Palaoro e Beermann, 2020). Portanto, os machos maximizam seu sucesso reprodutivo com menores tamanho corporais, além da presença de órgãos sensoriais para detectar fêmeas (Palaoro e Beermann, 2020). Por exemplo, em algumas espécies de camarões, os machos apresentam estruturas sensoriais nas antenas para detectar rapidamente fêmeas receptivas (Bauer e Martin 1991, Bauer e Caskey, 2006). Outro exemplo são os anfípodes do gênero *Bathyporeia* e da família Lysianassidae, que apresentam antenas e/ou olhos alargados para auxiliar na procura rápida da fêmea (Borowsky 1986, 1991; Conlan, 1991; Moore, 1981). Em alguns copépodes, os machos possuem estetascos nas antenas para detectar feromônios e sinais hidrodinâmicos (Boxshall, 1998; Hirst e Kiørboe, 2014; Kiørboe, 2007).

Apesar da competição intrasexual entre machos que possuem um comportamento de busca pura ser rara, é comum ocorrer a competição espermática (Palaoro e Beermann, 2020). Por exemplo, em camarões dendobranquiados, como *Penaeus* e *Rimapenaeus*, ocorre a utilização de tampões de esperma para evitar que outros machos copulem com as fêmeas (Asakura, 2009; Bauer, 1991, 1996; Bauer e Min, 1993; Fuseya, 2006). Além disso, as fêmeas podem armazenar espermatozoides, acasalando com vários machos, resultando em competição espermática (Bauer, 1996). Os machos, por sua vez, aumentam sua aptidão acasalando com o máximo de fêmeas possíveis, como é o caso dos copépodes dos gêneros *Calanus* e *Eurytemora* (Katona, 1975; Marshall e Orr, 1955).

Ademais, mesmo sendo mais comum de ocorrer em espécies de vida livre, a busca pura também ocorre em parasitas (Cothran e Thiel, 2020). Por exemplo, nos *Brachyura* ectoparasitas obrigatórios de peixes, a busca por fêmeas realizadas por

machos induz proporções sexuais mais tendenciosas para as fêmeas (Pasternak *et al.*, 2004). Isso ocorre pois os machos, que possuem alta motilidade, ao trocarem de hospedeiros em busca de fêmeas ficam sujeitos a altas taxas de predação (Mikheev *et al.*, 2015).

2.2.6 Guarda de acasalamento

A guarda de acasalamento (*'mate guarding'* em inglês) das fêmeas pelos machos evoluiu em diversos táxons de crustáceos, onde a muda da fêmea precede o acasalamento (Ridley, 1983). Para isso, os machos utilizam da guarda pré-copulatória como uma estratégia competitiva a fim de monopolizar a fêmea antes da cópula (Cothran e Thiel, 2020). Dessa forma, os machos possuem acesso à fêmea até o momento em que esteja pronta para copular, aumentando seu sucesso reprodutivo (Grafen e Ridley, 1983). Em crustáceos, o comportamento pré-copulatório de guarda da parceira é comum em decápodes, anfípodes e isópodes (Dick e Elwood, 1990; Jormalainen e Merilaita, 1995). O benefício desse comportamento é baseado na monopolização da fêmea no momento em que existe dificuldade de encontros de parceiras sexuais, que possui uma proporção sexual tendenciosa para os machos na população (Emlen e Oring, 1977; Parker, 1974). Com as fêmeas raras na população, a competição intrasexual entre machos é intensa, existindo seleção sexual para o seu tamanho corporal, que favorecerá a guarda da parceira (Subramoniam, 2013). Por exemplo, nos peracáridos, a proporção sexual é fortemente tendenciosa para os machos, devido à receptividade limitada das fêmeas que realizam cópula (Subramoniam, 2013).

Ridley (1983) afirma que em espécies que possuem proporções sexuais tendenciosas e/ou que apresentam oportunidade restritas para acasalar, possuem um período mais longo de proteção à fêmea em comparação às espécies com fêmeas mais abundantes. Por exemplo, no isópode *Thermosphaeroma thermophilum* (Richardson, 1897), a guarda de acasalamento foi maior no momento em que a proporção sexual estava tendenciosa para os machos (Jormalainen, 1998). Dessa forma, a guarda de acasalamento pré-copulatória evoluiu em diversos grupos de crustáceos, onde existe guarda da parceira ligada à receptividade feminina (Jormalainen, 2007). Porém, a guarda de acasalamento além da cópula também é presente em crustáceos (Jivoff, 1997). A proteção pós-copulatória é documentada, por

exemplo, em caranguejos da família Portunidae e Cancridae, que exibem guarda pós-cópula, acasalando com a fêmea após a muda da mesma, sendo considerado um comportamento para evitar a competição espermática (Jivoff, 1997).

2.3 Indicativos dos sistemas de acasalamento

A evolução dos sistemas de acasalamento no reino animal teve por consequência a produção características ecológicas e morfológicas que podem ser utilizadas como indicativos para inferir o comportamento reprodutivo dos organismos (Correa e thiel, 2003). Em crustáceos, observações comportamentais diretas podem ser utilizadas. Porém, principalmente em espécies que possuem estilo de vida simbiótico, em especial com hábito de vida fossorial (por exemplo, camarões escavadores), o comportamento reprodutivo e, conseqüentemente, os sistemas de acasalamentos são pouco documentados (Hernández *et al.*, 2022). Para isso, indicativos como organização social (estilo de vida solitário, em pares ou em agregações de mais de dois indivíduos), crescimento relativo, dimorfismo sexual no tamanho do corpo e quelípodos, proporção sexual e acasalamento seletivo podem ser utilizados para inferir o sistema de acasalamento em crustáceos (Candisani *et al.*, 2001; Bilodeau *et al.*, 2005; Hernández *et al.*, 2021; Shimoda *et al.*, 2005). São a partir desses indicativos de observação indireta que permitiram gerar conhecimento sobre as consequências evolutivas que os sistemas de acasalamento produziram nesses organismos (Hernández *et al.*, 2022).

2.3.1 Organização social

A organização social é um indicativo de sistema de acasalamento que se refere a como os organismos estão distribuídos em uma população. Em crustáceos, a organização social é bastante estudada em organismos que desenvolveram um estilo de vida simbiótico, apresentando uma diversidade quanto ao padrão de uso do seu hospedeiro (Peiró *et al.*, 2012). A distribuição dos organismos que vivem em hospedeiros, pode variar a depender da espécie: vivendo solitariamente, em pares heterossexuais e em agregações de mais de dois indivíduos (Peiró *et al.*, 2012). Em espécies que são monogâmicas, a formação de pares heterossexuais é a unidade social mais frequentemente observada na população, com casais passando longos

períodos de tempo juntos (Baeza, 1999, 2008; Hernáez *et al.*, 2022; McDermott, 2005). Por exemplo, em espécies monogâmicas, como o caranguejo-ervilha *A. transversalis*, e o camarão *Pontonia manningi* Fransen, 2000, a formação de pares é invariavelmente heterossexual e ocorre a longo prazo em seus respectivos hospedeiros, indicando que são espécies socialmente monogâmicas (Baeza, 1999; Baeza *et al.*, 2016). Em espécies poligâmicas, no entanto, é observada uma organização social baseada em uma maior frequência de organismos solitários e/ou em agregações de mais de dois indivíduos (Baeza e Hernáez, 2015; João e Hernáez, 2021). Por exemplo, no caranguejo-ervilha *P. valdiviensis*, é observado indivíduos habitando seu hospedeiro de forma solitária e em pequenos grupos de até 4 indivíduos, com fêmeas solitárias ovígeras (Baeza e Hernáez, 2015). A presença de fêmeas solitárias carregando ovos é um indicativo de que os machos transitam entre seus hospedeiros em busca de fêmeas receptivas, abandonando-as a curto prazo após a inseminação (Baeza e Hernáez, 2015).

2.3.2 Dimorfismo sexual e crescimento relativo

A seleção sexual pode ser mediada tanto pela seleção intrasexual (isto é, competição entre machos) quanto pela seleção intersexual (isto é, escolha feminina) (Jones e Ratterman, 2009). Intensidades diferentes de seleção sexual entre os sexos podem resultar em dimorfismo sexual, que é a presença de diferenças morfológicas de caracteres entre os sexos da mesma espécie, além dos órgãos sexuais (Jones e Ratterman 2009; Thornhill e Alcock 1983). Em crustáceos, as consequências evolutivas para o dimorfismo sexual foram estudadas de forma abrangente por Correa e Thiel (2003), que vieram determinar que as espécies monogâmicas vivem em pares heterossexuais dentro de refúgios e exibem um baixo grau de dimorfismo sexual. Pelo contrário, nas espécies poligâmicas, a maioria são de vida livre e o dimorfismo sexual é marcante tanto a nível da carapaça como dos quelípodos, estes últimos utilizados pelos machos na defesa do território ou durante a competição contra outros pela monopolização de fêmeas receptivas (Correa e Thiel, 2003). Por exemplo, no caranguejo-ervilha *Austinia aida* (Righi, 1967), a presença de dimorfismo sexual para o tamanho do quelípodo é um indicativo de competição intrasexual entre os machos (Peiró *et al.*, 2012). Diferentemente, em *A. transversalis*, uma espécie monógama de caranguejo-ervilha, é observado um baixo dimorfismo sexual para o

quelípodo, indicando baixa seleção sexual para esta estrutura e, conseqüentemente, uma baixa competição intrasexual (Baeza, 1999).

O crescimento relativo é um indicativo frequentemente utilizado para se inferir o sistema de acasalamento de uma espécie. Para isso, é analisado se existe diferença no crescimento entre duas estruturas relacionadas ao longo do crescimento do animal. Estruturas que estão sob ação da seleção sexual geralmente apresentam um crescimento alométrico positivo (Eberhard *et al.*, 2018). Um exemplo são as estruturas que são utilizadas como armas, que geralmente apresentam alometria positiva, sendo desproporcionalmente grandes em relação ao tamanho do corpo do animal (Eberhard *et al.*, 2018). Essas estruturas são comumente utilizadas para competição intrasexual para o acesso ao parceiro reprodutivo, o que é observado em espécies poligâmicas. Por exemplo, machos do caranguejo-ervilha *A. patagoniensis* apresentam alometria positiva para o quelípodo em comparação ao tamanho corporal, o que é associado à seleção sexual através da competição macho-macho (João e Hernáez, 2021).

2.3.3 Proporção sexual

A proporção sexual operacional foi definida por Emlen e Oring (1977) como a proporção de machos e fêmeas que estão reprodutivamente ativos no espaço e no tempo. A proporção sexual é uma medida frequentemente utilizada na literatura para se inferir a intensidade da seleção sexual e, conseqüentemente, a intensidade e direção da competição entre parceiros (Emlen e Oring, 1977). Portanto, é um indicativo bastante utilizado para se inferir o sistema de acasalamento em crustáceos (Alves *et al.*, 2021; Correa e Thiel, 2003; Hernáez *et al.*, 2022; João e Hernáez, 2021).

Em crustáceos, a maioria dos autores concordam que geralmente a proporção sexual operacional é fortemente tendenciosa para os machos (> número de machos que fêmeas) na população (Correa e Thiel, 2003). Essa ideia é apoiada pela suposição de que os machos de espécies poligâmicas estão na maior parte do tempo preparados para combates, enquanto as fêmeas possuem limitações em suas taxas reprodutivas, estando receptivas de forma assíncrona (Correa e Thiel, 2003). Com isso, ocorre a competição intrasexual entre machos para o acesso de fêmeas receptivas escassas na população (Emlen e Oring, 1977). Por exemplo, no caranguejo-ervilha *A. patagoniensis*, a proporção sexual enviesada para os machos é indicativo de que estes estão em busca de fêmeas receptivas (João e Hernáez, 2021).

Em contraste, a proporção sexual enviesada para as fêmeas (> número de fêmeas que machos) também é frequente em espécies de crustáceos. Por exemplo, no caranguejo-ervilha *P. valdiviensis*, a proporção observada para as fêmeas na população é um indicativo de que machos estão vagando em busca de fêmeas, provavelmente estando mais suscetíveis a maiores taxas de mortalidades por predadores (Baeza e Hernáez, 2015).

Proporções sexuais similares, no entanto, são encontrados em populações de decápodes que exibem um sistema de acasalamento monogâmico (Correa e Thiel, 2003). Nesse cenário onde a proporção entre os sexos adultos é equilibrada, a seleção sexual e, portanto, a competição intrasexual, tende a ser fraca (Andersson, 1994). Por exemplo, no camarão escavador *Axianassa australis* de Almeida Rordrigues & Shimizu, 1992, e no camarão-de-estalo *Synalpheus brevicaarpus* (Herrick, 1891), que são espécies monogâmicas, a proporção sexual não é tendenciosa para nenhum dos sexos (Alves *et al.*, 2021; Hernáez *et al.*, 2022).

2.3.4 Acasalamento seletivo

Também conhecido como homogamia, o acasalamento seletivo se refere a tendência de acasalar com um parceiro que apresenta características similares, incluindo traços morfológicos ou comportamentais (Vandengerg, 1972). Este aspecto é reportado como um dos indicativos utilizados para inferir o sistema de acasalamento de algumas espécies de animais (Bauer, 2004; Correa e Thiel, 2003; Crespi, 1989; Heuring e Hughes, 2020; Jormalainen, 1998; Shuster, 2007; Vandenberg, 1972).

Em crustáceos, o acasalamento seletivo por tamanho é o mais empregado, sendo definido como a correlação entre o tamanho de machos e fêmeas (Galipauld *et al.*, 2013). Por exemplo, uma característica da guarda pré-copulatória entre os crustáceos é que machos e fêmeas tendem a ser pareados por tamanho: machos maiores geralmente são encontrados com fêmeas maiores e machos menores com fêmeas menores (Adams *et al.*, 1987). Segundo Knowlton (1980), pares macho-fêmea geralmente possuem o mesmo tamanho em crustáceos monogâmicos. Por exemplo, no camarão escavador *A. australis* é observado uma alta correlação entre o tamanho de machos e fêmeas na população, indicando que a formação de casais é de longo prazo (Hernáez *et al.*, 2022).

Diferentemente, o acasalamento aleatório também é reportado na literatura, sendo comum em espécies poligâmicas (Alves *et al.*, 2017; João e Hernáez, 2021; Peiró *et al.*, 2012). Por exemplo, no caranguejo-ervilha *D. crinitichelis*, foi observado uma baixa correlação entre o tamanho de machos e fêmeas, indicando que a formação de pares nessa espécie não é a longo prazo (Alves *et al.*, 2017). De fato, é reportado na literatura que espécies poligâmicas, onde os indivíduos constantemente alternam entre parceiros sexuais, geralmente existe uma fraca correlação entre o tamanho de ambos (Alves *et al.*, 2017; João e Hernáez, 2021; Peiró *et al.*, 2012).

2.4 Sistemas de acasalamento nos caranguejos-ervilha

A família Pinnotheridae, conhecidos popularmente como caranguejos-ervilha, possuem uma considerável diversidade de espécies que reflete em sua grande disparidade quanto ao seu estilo de vida simbiótico e estratégias de acasalamento (Alves *et al.*, 2017; Baeza e Hernáez, 2015; João e Hernáez, 2021; Peiró *et al.*, 2012). São pequenos caranguejos que são amplamente distribuídos nos habitats marinhos costeiros de quase todo o oceano (De Gier e Becker, 2020). Podem viver como comensais ou parasitas, tanto como endossimbiontes (por exemplo, em bivalves, gastrópodes e ascídias) quanto ectossimbiontes (por exemplo, em vários equinóides) (De Gier e Becker, 2020). Além disso, podem viver dentro de galerias construídas por outros decápodes (Alves *et al.*, 2017; Baeza e Hernáez 2015; João e Hernáez, 2021; Peiró *et al.*, 2012). No entanto, a maioria dessas relações simbióticas ainda não foram estudadas em detalhes (McDermott, 2006).

São considerados ótimos candidatos para explorar as condições que favorecem ou restringem estratégias de acasalamento em crustáceos simbióticos, com espécies que possuem um estilo de vida monogâmico, poligâmico (poligínico, poliândrico e poliginândrico) e, mais particularmente, com um sistema de busca pura (de Grave *et al.*, 2009; Ng *et al.*, 2008; Palacios-Theil *et al.*, 2009). Os caranguejos-ervilha, portanto, podem ser úteis para melhorar nossa compreensão em relação a evolução dos padrões de uso dos hospedeiros e estratégias de acasalamento em invertebrados marinhos que adotaram um estilo de vida simbiótico, embora não exista estudos que realizaram observações diretas sobre o comportamento dessa família (João e Hernáez, 2021).

Em síntese, nos crustáceos, e no reino animal de forma geral, a dominância de um sistema de acasalamento sobre o outro depende grandemente da taxa de encontro entre indivíduos (Alves *et al.*, 2021; Azofeifa *et al.*, 2020; Baeza, 2008; Baeza *et al.*, 2016; Hernáez *et al.*, 2021, 2022). Isso significa que, em espécies com uma baixa probabilidade de encontro, o sistema de acasalamento dominante é o monogâmico, enquanto que nas espécies de vida livre, onde os encontros entre indivíduos de sexos opostos são mais frequentes, o sistema dominante é o poligâmico (Alves *et al.*, 2021; Azofeifa *et al.*, 2020; Baeza, 2008; Baeza *et al.*, 2016; Hernáez *et al.*, 2021, 2022). A elevada diversidade e plasticidade intra e interespecífica com que os sistemas de acasalamento são caracterizados, requer um maior esforço científico em prol de melhor compreender o sentido das forças evolutivas que tem operado sobre a ecologia e morfologia de cada grupo de organismos. Por isso, estudos examinando a organização social, o crescimento relativo, o dimorfismo sexual, a proporção sexual operacional, e o acasalamento seletivo são necessários para melhorar nossa compreensão das estratégias reprodutivas em organismos simbióticos, como é o caso dos caranguejos-ervilha (Alves *et al.*, 2017; Baeza, 1999; Baeza e Hernáez, 2015; Baeza e Thiel, 2007; João e Hernáez, 2021).

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo geral

Inferir o sistema de acasalamento (monogâmico ou poligâmico) no caranguejo-ervilha *Austinixa leptodactyla*, fazendo uso de uma série de parâmetros populacionais.

3.2 Objetivos específicos

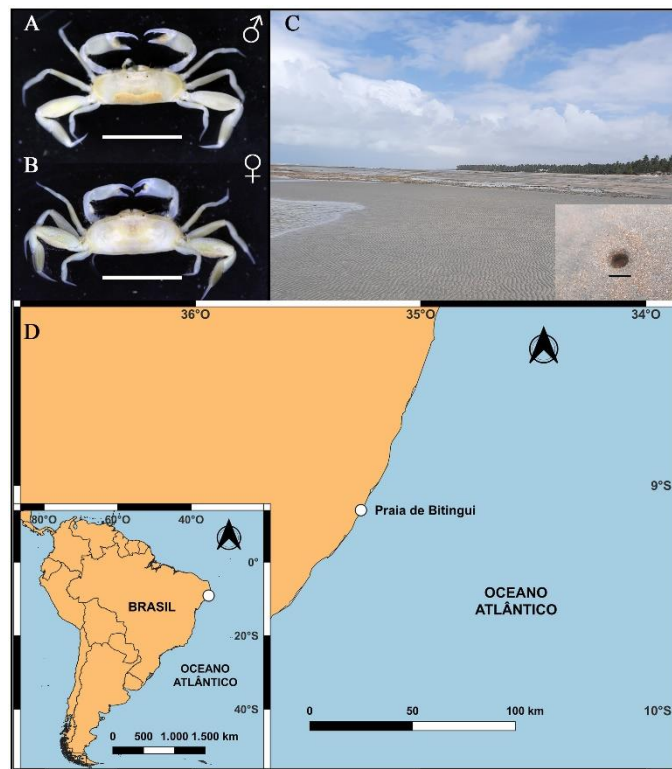
- Examinar a organização social de *A. leptodactyla*;
- Avaliar a proporção sexual da população de *A. leptodactyla*;
- Analisar o dimorfismo sexual de *A. leptodactyla*;
- Investigar a presença de acasalamento seletivo de *A. leptodactyla*;
- Avaliar o padrão de crescimento relativo de *A. leptodactyla*.

4 MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Área de estudo e amostragem de caranguejos

O padrão de uso do hospedeiro em *A. leptodactyla*, simbiote nas galerias de camarões-fantasma do gênero *Neocallichirus*, foi estudado a partir de espécimes coletados em junho de 2021 na praia de Bitingui (09°06'37" S, 35°15'55" O), Japaratinga, Alagoas, região Nordeste do Brasil (Figura 1A-D). Esta praia se caracteriza por uma zona entremarés de mais de 500 m de extensão entre as linhas de maré baixa e alta, com escassa inclinação ($<5^\circ$) e sedimento de tamanho de grão médio. Na zona entremarés é comum observar galerias de poliquetas tubícolas e de camarões-fantasma em cujo interior é possível encontrar associado aos caranguejos-ervilha *A. leptodactyla*, restrita na zona supramareal e *A. aidae*, restrita na zona próxima à linha de maré baixa.

Figura 1 – Espécime macho (A) e fêmea (B), vista dorsal, do caranguejo-ervilha *Austinixa leptodactyla*; zona intertidal em praia de Bitingui (C), região Nordeste, Brasil, o quadro inserido mostra uma galeria do hospedeiro de *Austinixa leptodactyla*, o camarão-fantasma do gênero *Neocallichirus*; localização geográfica da área de estudo (D). Barra de escala: A–C = 5 mm.



Fonte: O autor (2023).

Os caranguejos-ervilha foram coletados aleatoriamente com a ajuda de uma bomba de sedimento tipo 'yabbie' feita em aço (diâmetro = 55 mm, comprimento = 100 cm), com o esforço amostral concentrado na zona de distribuição de *A. leptodactyla* (ou seja, o supramareal). Para obter dados confiáveis sobre a organização social de *A. leptodactyla* dentro das galerias do hospedeiro, cada abertura de galeria em superfície foi bombeada até cinco vezes (João e Hernáez, 2021). Normalmente, o sedimento ao redor das galerias entra em colapso após o segundo ou terceiro bombeamento; este colapso do sedimento elimina o risco de amostrar a mesma galeria (unidade de amostragem) mais de uma vez. Durante a amostragem, o sedimento de cada bombeamento foi depositado numa peneira de malha fina (2 mm de diâmetro) e os caranguejos obtidos cuidadosamente separados e colocados em sacolas plásticas individuais, identificando cada galeria amostrada. Finalmente, o material coletado foi transportado para o laboratório de carcinologia da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), onde foi analisado.

No laboratório, cada caranguejo foi sexado de acordo com a morfologia do pléon e o número de pleópodes. Caranguejos machos têm um pléon triangular e um par de longos e finos pleópodes (gonopódios) na superfície ventral do primeiro pleômero, enquanto que as fêmeas têm um pléon arredondado e quatro longos pleópodes setosos desde o segundo até o quinto pleômero (Garth, 1957). Em seguida, em cada caranguejo foram tomadas as seguintes medidas morfométricas com ajuda de um estereomicroscópio (Zeiss Stemi SV-6) equipado com um sistema de análise de imagem (Zeiss AxioCam MRc5): largura da carapaça (LC, a medida mais ampla entre as margens laterais da carapaça), comprimento do própodo do quelípodo esquerdo e direito (CP) e largura do pléon feminino (LA, a medida mais larga entre as margens laterais do pléon). Logo, cada fêmea foi classificada de acordo com a presença ou ausência de embriões carregados sob o pléon (ovígeras ou não-ovígeras). Também, os caranguejos foram classificados como juvenis ou adultos com base no tamanho da maturidade sexual morfológica calculada (ver mais adiante). Por fim, os embriões carregados pelas fêmeas ovígeras foram classificados em dois estágios de desenvolvimento: estágio inicial, caracterizado por ovos arredondados com o vitelo uniforme e sem pigmentos oculares visíveis, e estágio final, caracterizado por ovos ovóides com pigmentos oculares alongados e pouco visíveis ou olhos

totalmente desenvolvidos e com o embrião com o pléon livre (Baeza e Hernáez, 2015; João e Hernáez, 2021).

4.2 Organização social e proporção sexual

A organização (estrutura e composição) de *A. leptodactyla* nas galerias de seu hospedeiro foi explorada para saber se os caranguejos habitavam ou não as galerias solitariamente, aos pares ou em agregações compostas por mais de dois indivíduos, tal e como tem sido observado em outras espécies de caranguejos-ervilha do gênero *Austinixa* e *Pinnixa*: *A. patagoniensis* (João e Hernáez, 2021) e *P. valdiviensis* (Baeza e Hernáez, 2015). Para este propósito, foi examinado se a distribuição de *A. leptodactyla* nas galerias do seu hospedeiro diferiu significativamente de uma distribuição aleatória, comparando a distribuição observada com a distribuição de Poisson (Elliot, 1983). As diferenças significativas entre as distribuições foram examinadas usando um teste de bondade de ajuste do Qui-quadrado (Sokal e Rohlf, 2011). No caso de encontrar uma proporção relativamente grande de galerias ocupadas por pares de caranguejos, foi examinado se os sexos estavam ou não distribuídos aleatoriamente entre os pares de caranguejos que habitavam a mesma galeria. Para isso, foi comparada a distribuição observada das categorias sexuais nos pares de caranguejos com a distribuição binomial, na qual foi calculada a distribuição aleatória esperada dos diferentes sexos de acordo com a proporção de machos e fêmeas registrada na população total. Da mesma forma que a análise anterior, as diferenças entre as distribuições empíricas e teóricas foram testadas através de um teste de bondade de ajuste do qui-quadrado (Sokal e Rohlf, 2011). Adicionalmente, os tamanhos (LC) dos pares heterossexuais foram submetidos a uma análise de regressão e correlação de Pearson para provar a provável existência ou não de um processo de seleção de tamanho entre os casais sexualmente pareados.

A proporção sexual da população foi estimada como o número de machos dividido pelo número total de machos e fêmeas coletados (Elliot, 1983). A proporção sexual observada foi testada para desvios de uma proporção sexual esperada de 1:1 usando um teste binomial (Wilson e Hardy, 2002). Da mesma forma, foi calculada a proporção sexual operacional (ou seja, a proporção de fêmeas receptivas para machos sexualmente ativos), como uma forma indireta de determinar a intensidade e a direção da competição por parceiros (Emlen e Oring, 1977). Aqui definimos como

receptivas todas aquelas fêmeas que no momento da amostragem tinham atingido a maturidade sexual morfológica. Para isso, a maturidade sexual morfológica foi estimada usando o método de Somerton (1980), incluído na rotina proposta por Torrejón-Magallanes (2020), o qual é descrito numa seção mais abaixo.

4.3 Dimorfismo sexual e acasalamento seletivo

A ocorrência de dimorfismo sexual (ou seja, diferença relativa distinta no tamanho corporal e quelípodos entre os sexos) em *A. leptodactyla* foi avaliada comparando-se a média dos tamanhos corporais (LC) e quelípodos (CP, o valor máximo de CP entre o quelípodo esquerdo e direito) entre caranguejos machos e fêmeas, usando um *t*-teste ou teste U de Mann-Whitney, dependendo se a distribuição dos dados era normal e as variâncias entre os conjuntos de dados comparados eram homogêneas (Zar, 1996).

O acasalamento seletivo é o termo usado para descrever qualquer afastamento sistemático do acasalamento aleatório ou panmixia (Vandenberg, 1972). O acasalamento seletivo ou homogamia é a regra entre muitos grupos de animais desde primatas até crustáceos em que os parceiros sexuais tendem a se acasalar com indivíduos que são um pouco mais semelhantes em personalidade, tamanho e ornamentação (entre outros aspectos) do que se esperaria por acaso (Bauer, 2004; Correa e Thiel, 2003; Crespi, 1989; Heuring e Hughes, 2020; Jormalainen, 1998; Shuster, 2007; Vandenberg, 1972). Portanto, nesse cenário, espera-se que a escolha do parceiro em *A. leptodactyla*, por um ou ambos os sexos, seja o mecanismo por trás da estratégia de acasalamento nesta espécie. Com esse propósito, a relação entre o tamanho corporal de machos e fêmeas foi examinada através de uma análise de regressão linear e de correlação de Pearson, previa demonstração dos pressupostos de normalidade e homocedasticidade de variâncias (Zar, 1996). Quando o apareamento foi seletivo, foi esperado que a relação de LC entre machos e fêmeas fosse significativa ($P < 0,05$).

4.4 Fases ontogenéticas e crescimento alométrico

Conforme mencionado, os indivíduos foram classificados como juvenis ou adultos usando a biblioteca 'sizeMat' proposta por Torrejón-Magallanes (2020),

incluída no ambiente R (R Core Team, 2020). Essa análise de classificação é baseada na Análise de Componentes Principais (PCA) com duas variáveis alométricas (x: variável independente, y: variável dependente) em base logarítmica, permitindo o reconhecimento de dois grupos que representariam juvenis e adultos. Em seguida, cada camarão foi atribuído a cada grupo usando um procedimento de classificação hierárquica (cluster hierárquico com método de aglomeração: 'Ward.D' e a medida de distância: 'euclidiana') (Corgos e Freire, 2006). Em seguida, a partir dos resultados da classificação, realizou-se uma análise discriminante (linear) para obter uma função discriminante que permitisse classificar qualquer indivíduo como juvenil ou adulto com base nas variáveis X e Y. Por fim, a função 'classificar maduro' retornou um objeto da classe 'classificar', com as variáveis alométricas 'x' (independente) e 'y' (dependente), e a classificação dos caranguejos como juvenis (código = 0) ou adultos (código = 1). A estimativa do tamanho da maturidade sexual morfológica foi realizada com a função 'morph_mature', incluída na biblioteca 'sizeMat', a qual usa uma abordagem logit (frequentista ou bayesiana). O tamanho em 50% de maturidade (L_{50}) é estimado como o comprimento em que um espécime escolhido aleatoriamente tem 50% de chance de estar maduro, seguindo o processo indicado por Somerton (1980).

A regressão entre o tamanho do quelípodo e do corpo pode ser diferente entre machos e fêmeas de decápodes se eles crescerem de forma diferente. Para testar isso, realizamos uma análise de crescimento relativo e, posteriormente, uma análise de covariância (ANCOVA) comparando o padrão de crescimento de machos e fêmeas durante a fase pós-larval (isto é, da fase juvenil à fase adulta). Consideramos as alterações morfológicas como alometria ontogenética devido que o crescimento foi medido durante toda a fase pós-larval (ver Pélabon *et al.*, 2014). Para este propósito, primeiro foi examinada a relação entre o comprimento do quelípodo (CP), escolhendo o valor máximo de CP entre o quelípodo esquerdo e direito, e a largura da carapaça (LC) dos caranguejos usando o modelo alométrico $Y = a \times X^b$ (Hartnoll 1978, 1982). A inclinação (b) da regressão linear de mínimos quadrados logaritimizada (log-log) representa a taxa de aumento exponencial ($b > 1$) ou diminuição ($b < 1$) do própodo com uma unidade de aumento no tamanho corporal (LC) dos caranguejos. Foram usados testes t separados para examinar se a inclinação estimada da relação entre CP e LC para machos e fêmeas desviou da razão isométrica esperada ($b = 1$) (Zar, 1996). Em seguida, foi realizada uma ANCOVA para testar se CP diferiu entre os sexos, incluindo LC como uma covariável (Sokal e Rohlf, 2011). Se a ANCOVA

detectou um efeito significativo da interação entre sexo e LC nos diferentes padrões de crescimento aqui estudados, pode-se concluir que machos e fêmeas de *A. leptodactyla* crescem de forma diferente.

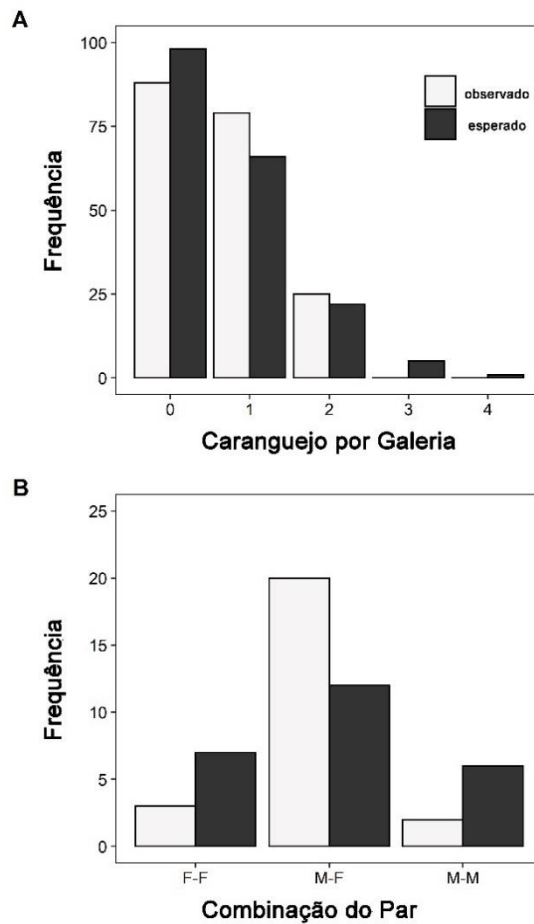
5 RESULTADOS

5.1 Organização social e proporção sexual

A organização social do caranguejo-ervilha *A. leptodactyla* estava caracterizada por hábitos solitários e em pares (Tabela 1). Considerando todos os caranguejos coletados nas 192 galerias amostradas, o número de caranguejos por galeria variou entre 0 e 2 (média $\pm$ DP = $0,67 \pm 0,70$ galeria caranguejo⁻¹); das quais 46%, 41% e 13% das galerias amostradas eram compostas por galerias vazias, ocupadas por um indivíduo solitário e galerias habitadas por pares de caranguejos, respectivamente. A distribuição de *A. leptodactyla* nas galerias do seu hospedeiro seguiu uma distribuição aleatória discreta de Poisson (teste qui-quadrado de bondade de ajuste: $\chi^2 = 7,70$, gl = 4, $p = 0,103$), mostrando que a distribuição dos caranguejos dentro das galerias foi aleatória. Em particular, o número de galerias abrigando caranguejos solitários e em pares foi maior do que o número esperado pelo acaso; solitários: 79 vs. 66 caranguejos por galeria; em pares: 25 vs. 22 caranguejos por galeria (Figura 2A).

Das galerias ocupadas por apenas um caranguejo, 38 (23% dos quais foram machos juvenis) e 41 (61% das quais eram fêmeas juvenis) foram machos e fêmeas, respectivamente (Tabela 1). Das fêmeas solitárias, 88% foram fêmeas portando embriões em diferentes estágios de desenvolvimento. Um total de 25 galerias abrigaram 2 caranguejos ($n = 50$ caranguejos). Destas galerias, foram encontrados pares de caranguejos de *A. leptodactyla* em todas as combinações possíveis (macho + fêmea; macho + macho; fêmea + fêmea) dentro da mesma galeria (Figura 2B). No entanto, a maioria dessas combinações foi entre um caranguejo macho e um caranguejo fêmea. De fato, um total de 20 (80%) desses pares eram casais heterossexuais, com 13 de todos os pares heterossexuais incluindo uma fêmea ovígera com embriões nos estágios de desenvolvimento inicial ($n = 7$) e tardio ($n = 6$). Levando em consideração a distribuição binomial, o número de galerias abrigando pares heterossexuais esperado pelo acaso seria 12; portanto, os caranguejos formando pares macho-fêmea foram encontrados com mais frequência do que o esperado pelo acaso (Figura 2B).

Figura 2 – Organização social em *Austinixa leptodactyla* na praia de Bitingui, Alagoas, região Nordeste de Brasil. (A) Distribuição de caranguejos por galeria; a frequência observada de caranguejos dentro das galerias do seu hospedeiro não diferiu significativamente de uma distribuição aleatória discreta de Poisson. (B) Distribuição de cada sexo nos pares encontrados dentro das galerias; a frequência observada de pares heterossexuais diferiu significativamente da esperada pelo acaso conforme a distribuição teórica binomial.



Fonte: O autor (2023).

Tabela 1 – Distribuição dos sexos (machos e fêmeas) e estágios ontogenéticos (juvenis e adultos) de *Austinixa leptodactyla* dentro das galerias do seu hospedeiro.

Categoria	Número de	Juvenil	Adulto
	machos/fêmeas	macho/fêmea (%)	macho/fêmea (%)
Solitário	38/41	9/25	29/32
Pares homossexuais	4/6	3/2	1/4
Pares heterossexuais	20/20	3/2	17/18

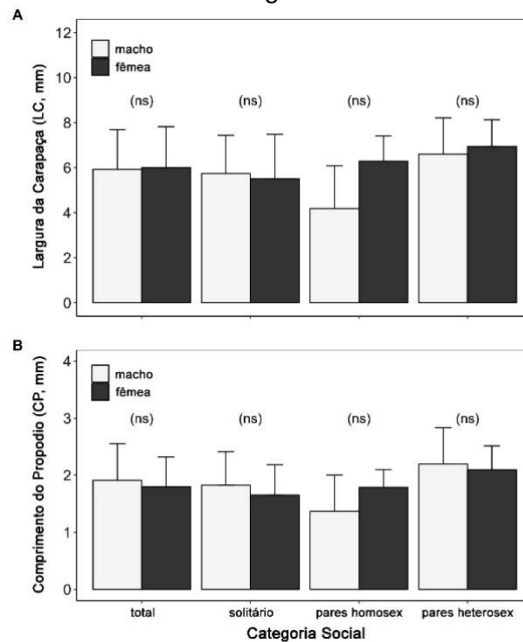
Fonte: O autor (2023).

Um total de 62 machos e 67 fêmeas (29 das quais eram fêmeas com embriões em estágio inicial e final de desenvolvimento) foram obtidos das galerias amostradas. A proporção sexual total desta população não diferiu significativamente da igualdade teórica 1:1 (teste qui-quadrado de bondade de ajuste: machos : fêmeas = 0,81:1,00, $\chi^2 = 0,19$, $gl = 1$, $P = 0,660$). Considerando apenas os indivíduos sexualmente maduros, a proporção sexual operacional apresentou uma relação inversa com relação à população total, com mais machos maduros que fêmeas maduras (1,00:0,81, $\chi^2 = 0,95$, $gl = 1$, $P = 0,329$), porém sem diferenças significativas em relação à igualdade.

5.2 Dimorfismo sexual e acasalamento seletivo

O tamanho corporal total (LC) dos caranguejos machos e fêmeas variou, respectivamente, de 2,4 a 8,7 mm ($5,9 \pm 1,8$ mm) e de 2,4 a 8,7 mm ($6,0 \pm 1,8$ mm). O LC médio da população não diferiu estatisticamente entre machos e fêmeas (teste t não pareado, variâncias homogêneas: $t_{127} = -0,28$, $P = 0,778$), indicando ausência de dimorfismo sexual quanto ao tamanho corporal em *A. leptodactyla*. Apesar disso, as fêmeas foram maiores que os machos. No geral, o tamanho do quelípodo maior masculino (CP) variou de 0,7 a 3,0 mm ($1,9 \pm 0,6$ mm, $N = 58$) e das fêmeas de 0,7 a 2,7 mm ($1,8 \pm 0,5$ mm, $N = 64$), sendo o dos machos maior que o das fêmeas, porém sem diferenças significativas entre as médias de cada sexo (teste t não pareado, variâncias homogêneas: $t_{120} = 1,35$, $P = 0,277$). Em ambos os casos, a tendência se manteve quando as comparações do tamanho corporal e do quelípodo foram feitas por categoria social; ressaltando que nos pares homossexuais as fêmeas foram consideravelmente maiores em tamanho e possuíam quelípodos maiores que os machos, enquanto que nos pares heterossexuais, as fêmeas tiveram um tamanho corporal ligeiramente maior e tiveram quelípodos muito menores que os machos (Figura 3A, B).

Figura 3 – Dimorfismo sexual em *Austinixa leptodactyla*. Média ($\pm$ desvio padrão) do tamanho corporal (largura da carapaça [LC]; A) e tamanho do quelípodo (comprimento do própodo [CP]; B) no macho e nas fêmeas de *Austinixa leptodactyla* presente em diferentes categorias sociais (solitário, homopares [pares do mesmo sexo], heteropares [pares heterossexuais]). Em cada caso, são indicados os valores de probabilidade significativa ($***P < 0.001$) e não-significante (ns, $P > 0.05$) de cada categoria social.



Fonte: O autor (2023).

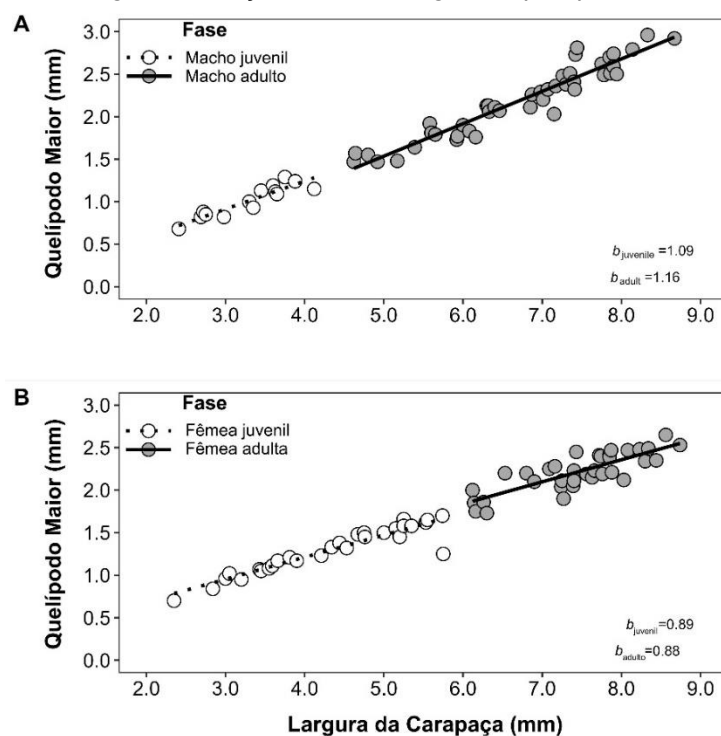
Não houve uma correlação positiva ou negativa entre o tamanho (LC) de machos e fêmeas encontrados como pares heterossexuais ($t_{20} = 1,22$, $P = 0,238$); apenas 7,7% da variação no tamanho da fêmea foi explicada pelo tamanho do macho em caranguejos que vivem em pares heterossexuais. Em geral, os pares heterossexuais foram caracterizados por machos, em média, de menor tamanho corporal que as fêmeas ($6,6 \pm 1,6$ mm LC *versus* $7,0 \pm 1,2$ mm LC, respectivamente). Por outro lado, em 12 (60%) das 20 galerias que abrigavam pares macho-fêmea, as fêmeas foram maiores que os machos ($7,2 \pm 1,3$ mm LC *versus* $5,9 \pm 1,7$ mm LC, respectivamente), enquanto em 8 (40%) os machos foram maiores que as fêmeas ($7,7 \pm 0,5$ mm LC *versus* $6,6 \pm 1,0$ mm LC).

5.3 Fases ontogenéticas e crescimento alométrico

A classificação de cada caranguejo como juvenil ou adulto permitiu determinar uma faixa de tamanho do LC para cada uma dessas fases de crescimento. Nos

machos, os juvenis e adultos mediram de 2,4 a 4,1 mm LC e de 4,6 a 8,7 mm LC, respectivamente, com um tamanho de maturidade sexual morfológica atingido a 4.4 mm LC (Figura 4A). As fêmeas juvenis e adultas mediram de 2,4 a 5,8 mm LC e de 6,1 a 8,7 mm LC, respectivamente, com um tamanho de maturidade sexual morfológica de 5.9 mm LC (Figura 4B). Em ambos os sexos não houve uma sobreposição entre as fases ontogenéticas (Figura 4A, B). Uma correlação positiva foi detectada entre CP e LC do quelípodo maior em caranguejos através da ontogenia dos dois sexos (Tabela 2A). Nos machos juvenis, o comprimento do própodo apresentou um padrão de crescimento isométrico que mudou para alométrico positivo após os caranguejos atingirem a maturidade sexual morfológica (Tabela 2A). Por outro lado, nas fêmeas, o comprimento do própodo apresentou um padrão de crescimento alométrico negativo ao longo de toda a fase pós-larval, com uma ligeira redução da inclinação durante a fase adulta (Tabela 2A). A análise de ANCOVA revelou uma ausência total de interação entre o comprimento corporal e o sexo dos indivíduos nos juvenis, porém de forma significativa nos adultos, demonstrando que o sexo teve efeito significativo no tamanho do quelípodo ao longo da ontogenia de *A. leptodactyla* (Tabela 2B).

Figura 4 – Crescimento relativo do quelípodo maior em função da largura da carapaça em machos juvenis e adultos (A) e fêmeas (B) do caranguejo-ervilha *Austinixa leptodactyla*. As equações que originaram as retas de regressão traçadas em cada gráfico (A, B) são mostradas na Tabela 2A.



Fonte: O autor (2023).

Tabela 2 – Crescimento relativo de *Austinixa leptodactyla* na praia de Bitingui, região Nordeste, Brasil.

(A) Relação entre o comprimento do quelípodo maior (CP) e a largura da carapaça (LC) de juvenis (JU) e adultos (AD) machos (MA) e fêmeas (FE) de *Austinixa leptodactyla*. As equações das regressões (na forma de $\log_{10}$), coeficiente de determinação (r^2), erro padrão da inclinação (SE_s), valor de t mais graus de liberdade ($t_{[df]}$) e os correspondentes valor de probabilidade são mostrados.

(B) Resumo dos resultados da análise de covariância (ANCOVA) testando os efeitos do sexo e tamanho (LC) do caranguejo sobre o comprimento do quelípodo (CP) dos indivíduos de *Austinixa leptodactyla*. A base de dados foi logaritimizada ($\log_{10}$) para atender os pressupostos da análise de ANCOVA. LC = largura da carapaça; CP = comprimento do quelípodo maior; MA = machos; FE = fêmeas; JU = juvenis; AD = adultos.

(A) Quelípodo Maior (CP) x Largura Carapaça (LC)					
Sexo/Estágio	Equação	r^2	SE_s	$t_{[gl, 'alometria']}$	p
MA/JU	CP = 1,09LC -0,56	0,87	0,12	8,84 _[12, '0']	<0.001***
MA/AD	CP = 1,16LC -0,61	0,92	0,05	21,88 _[42, '4']	<0.001***
FE/JU	CP = 0,89LC -0,45	0,91	0,05	16,44 _[27, '-']	<0.001***
FE/AD	CP = 0,88LC -0,42	0,67	0,11	8,19 _[33, '-']	<0.001***

(B) ANCOVA – Quelípodo Maior (CP)					
Origem da variação	gl	SS	MS	f	p
Juvenis					
Largura carapaça (LC)	1	2,89	2,89	352,14	< 0,001***
Sexo	1	0,00	0,00	0,09	0,77 ^{ns}
LC * Sexo	1	0,02	0,02	1,82	0,19 ^{ns}
Residuais	39	0,32	0,01		
Adultos					
Largura carapaça (LC)	1	7,17	7,17	428,43	< 0.001***
Sexo	1	0,92	0,92	54,88	< 0.001***
LC * Sexo	1	0,19	0,19	11,43	< 0.001**
Residuais	75	1,26	0,02		

Valores significativos ($p < 0,05$) e não-significativos ($p > 0,05$) de probabilidade (p -valores) são marcados com asteriscos e 'ns'.

Fonte: O autor (2023).

6 DISCUSSÃO

No presente estudo, foi abordado como uma pergunta principal desvendar o sistema de acasalamento do caranguejo-ervilha *A. leptodactyla*, simbiote de camarões-fantasma, usando uma série de atributos da história natural desta espécie, como sua organização social dentro das galerias do hospedeiro, proporção sexual, dimorfismo sexual, acasalamento seletivo e crescimento relativo desta espécie. Na natureza, a reprodução é tudo, e os organismos desenvolvem diferentes estratégias de acasalamento desde a monogamia sexual e social, até as diferentes formas de poligamia para resolver o acesso a um parceiro sexual (Alcock, 2001; Eberhard *et al.*, 1983). Nos crustáceos, a literatura ressalta a estreita relação existente entre a história natural de um organismo e a prevalência de um determinado sistema de acasalamento (monogâmico ou não monogâmico) nas espécies com cuidado parental (Alves *et al.*, 2021; Azofeifa *et al.*, 2020; Baeza, 2008; Baeza *et al.*, 2016; Hernáez *et al.*, 2021, 2022). Os resultados do presente estudo, curiosamente, demonstraram que *A. leptodactyla* apresenta características de sua história natural tanto alinhadas com um sistema de acasalamento monogâmico (provavelmente social) quanto não monogâmico (provavelmente busca pura) (Correa e Thiel, 2003). A seguir, cada um dos aspectos abordados é discutido em detalhes com o apoio da literatura da área visando concluir sobre o sistema de acasalamento que predomina nesta espécie de caranguejo-ervilha.

O método de coleta usado no presente estudo é descrito como um método eficiente para a descrição ecológica de infauna de praias arenosas (Dworschak, 2015). No presente estudo, chama a atenção a existência de uma importante fração das galerias amostradas sem ocupantes (galerias vazias). O valor encontrado representou 46% do total de galerias amostradas o que está dentro do intervalo descrito em outros estudos de infauna (30-60% de galerias vazias) (Baeza e Hernáez, 2015; Hernáez e João, 2018; João e Hernáez, 2021). Assume-se que a elevada porcentagem de galerias vazias encontrada em *A. leptodactyla* pode estar associada com fatores de ordem abiótico, como a condição física e química da galeria, que favorece ou não a ocupação da galeria por parte do simbiote e, bióticos, como a mortalidade dos ocupantes por efeito da predação (Baeza, 2015).

A predominância de indivíduos solitários, com uma frequência maior que o esperado pelo acaso, sugere que o hábito solitário em *A. leptodactyla* não é um

processo aleatório e sim uma conduta recorrente nessa espécie, que estaria vinculada com a procura de novos parceiros sexuais, ou seja, com uma conduta não-monogâmica. De acordo com as observações realizadas no presente estudo, os indivíduos ficariam solitários dentro de suas respectivas galerias por duas vias: pela intensa busca de parceiras receptivas por parte de machos sexualmente maduros que se movimentam desde sua própria galeria para outra vazia, ou pelo abandono que os machos realizam de suas respectivas parceiras sexuais, uma vez que a fêmea é fecundada. Isso explicaria a elevada frequência de fêmeas solitárias com embriões (88%) encontradas durante o período de estudo. Se os machos de *A. leptodactyla* fossem monogâmicos, todas ou grande parte das fêmeas solitárias não deveriam ter sido observadas carregando embriões. De fato, as fêmeas de outros crustáceos monogâmicos que exibem um estilo de vida simbiótico não criam embriões quando encontrados solitariamente associadas a seus hospedeiros, como o camarão carídeo *Paranchistus pycnodontae* Bruce, 1978, por exemplo. (Baeza *et al.*, 2013). Em *A. leptodactyla*, a existência de fêmeas solitárias levando embriões em diferentes estágios de desenvolvimento, sugere adicionalmente que os machos podem estar vagando entre as galerias do hospedeiro em busca de parceiras sexuais e que estes as abandonam (uma vez encontradas) logo após a inseminação (ver mais abaixo). Essa observação tem sido o padrão encontrado em outras espécies do gênero *Austinixa* como *A. patagoniensis* (João e Hernáez, 2021) e também forma parte da conduta de acasalamento de *A. aidae* (Peiró *et al.*, 2012), duas espécies presentes na costa do Brasil.

Uma porcentagem não menor (39%) do total de caranguejos coletados foi encontrada vivendo em pares dentro de suas respectivas galerias. Esses pares foram compostos quase em sua totalidade por um caranguejo macho e uma fêmea (Tabela 1), sendo encontrados com uma frequência maior que a esperada pelo acaso. Isso sugere que a escolha de estar em pares macho-fêmea não é um evento aleatório para *A. leptodactyla*, e sim uma conduta com um propósito determinado que poderia ser reprodutivo. Em espécies simbióticas de caranguejos-ervilha em que os indivíduos costumam abandonar a segurança de seu hospedeiro na procura de parceiros sexuais, é comum encontrar pares heterossexuais com fêmeas incubando embriões em diferentes fases do desenvolvimento (Alves *et al.*, 2017; Baeza e Hernáez, 2015; de Bruyn *et al.*, 2009; João e Hernáez, 2021). Porém, a formação destes pares parece ser temporária, obedecendo razões apenas reprodutivas, com o macho abandonando

a fêmea uma vez inseminada, como tem sido reportado em outras espécies de caranguejos-ervilha (Alves *et al.*, 2017; Baeza e Hernáez, 2015; João e Hernáez, 2021; Peiró *et al.*, 2012). Esse poderia ser o padrão de conduta de *A. leptodactyla*, dado que muitos machos e fêmeas foram encontrados ocorrendo de forma solitária, inclusive fêmeas levando ovos fecundados. Portanto, a organização social de *A. leptodactyla* não se ajusta com um sistema de acasalamento monogâmico, nem sexual nem social, dado que em espécies monogâmicas os indivíduos são encontrados em pares heterossexuais por longo prazo e quase nunca ocorrendo de forma solitária, como foi reportado anteriormente em *A. transversalis* (Baeza, 1999), *A. australis* (Hernáez *et al.*, 2022) e *T. chaetoptera* (McDermott, 2005).

A proporção sexual em *A. leptodactyla* não foi tendenciosa para nenhum dos sexos. Em palavras mais simples, a disponibilidade de fêmeas receptivas não é um problema para os machos de *A. leptodactyla*, dado que por cada macho existe uma fêmea que eventualmente poderia estar disponível para o acasalamento. Essa característica populacional é normalmente encontrada em espécies monogâmicas, dado que nestas espécies a organização social está composta principalmente de pares macho-fêmea, ou seja, o recurso ‘um parceiro disponível para o acasalamento’ não constitui uma restrição reprodutiva (Alves *et al.*, 2021; Baeza *et al.*, 2016; Hernáez *et al.*, 2022). Diferentemente, em espécies não monógamas, a proporção sexual pode ser tendenciosa para ambos os sexos (Bauer, 2004; Correa e Thiel, 2003). Quando os machos são mais frequentes que fêmeas, como é o caso de uma maior quantidade de machos solitários em galerias em comparação às fêmeas, por exemplo, pode ser um indicativo de que estes estão em busca de fêmeas receptivas entre as galerias, existindo uma maior competição entre os machos para o acesso de fêmeas que são escassas na população (Correa e Thiel, 2003; Emlen e Oring 1977; João e Hernáez, 2021). No entanto, há espécies não monógamas onde existe um desvio da proporção sexual observada para as fêmeas na população, o que também já foi observado em outros crustáceos de vida livre que vagam entre galerias em busca de fêmeas, como em *Dissodactylus mellitae* (Rathbun, 1900) (Bell e Stancyk, 1983), *Lepidophthalmus siriboia* Felder & Almeida Rordrigues, 1993 (Hernáez *et al.*, 2023) e *P. valdiviensis* (Baeza e Hernáez, 2015). A explicação para a maior quantidade de fêmeas varia entre estudos: (1) como uma diferença nas taxas de mortalidade por predadores e pelos combates fatais por meio da competição, no momento em que os machos alternam entre as galerias, (2) como também a situação inversa, com fêmeas aptas para a

competição, já observado em outros crustáceos, como o camarão-fantasma *L. siriboia*, indicando que não só os machos competem pela monopolização de algum recurso (Baeza e Díaz-Valdés, 2011; Baeza e Hernáez, 2015; Hernáez *et al.*, 2023; Ocampo *et al.*, 2012). Tais informações levam a ideia de que a estrutura populacional de *A. leptodactyla*, que apresenta uma similar proporção sexual entre os sexos, possui uma competição fraca, portanto espera-se consequentemente que o dimorfismo sexual nesta espécie também seja fraco, o que é discutido logo em seguida.

A ausência de dimorfismo sexual, tanto para o tamanho corporal como dos quelípodos, sugere que a seleção sexual em *A. leptodactyla* é fraca ou ausente (Andersson, 1994). Uma ausência de dimorfismo sexual é reportada em espécies de decápodes monogâmicas, cujo estilo de vida é em pares e em que consequentemente a competição é reduzida ou inexistente, por exemplo: *A. australis* (Hernáez *et al.*, 2022) e *P. transversalis* (Baeza, 1999). De forma contrária, nas espécies não monogâmicas, a competição entre os machos pelas fêmeas receptivas é o mecanismo por trás da seleção sexual, o que é expresso através de caracteres sexualmente selecionados com uma função particular associada com a conduta de acasalamento (Eberhard *et al.*, 2018), como são os quelípodos desenvolvidos nos machos dos crustáceos (Baeza e Thiel, 2007; Bauer, 2004). Os quelípodos mais desenvolvidos são utilizados em interações agonísticas contra outros potenciais competidores, tornando a seleção sexual para essas espécies mais intensa (Correa e Thiel, 2003; João e Hernáez, 2021). Tal informação é quase universal para machos de diversos grupos do reino animal, cuja conduta se caracteriza por interações físicas contra outros machos através da utilização de 'estruturas especializadas' selecionadas via seleção sexual, como o chifre de cervos, a mandíbula e chifre de besouros, barbatana de peixes, e diversas outras estruturas de espécies já revisadas na literatura (Eberhard *et al.*, 2018; Kodric-Brown *et al.*, 2006).

Mesmo não apresentando dimorfismo sexual significativo, as fêmeas em *A. leptodactyla* apresentaram um tamanho corporal maior que os machos. Provavelmente isso se deve pelo fato de que a seleção sexual favorece fêmeas com maiores tamanhos corporais, pois a fecundidade tende a aumentar com o tamanho corporal da fêmea (Andersson, 1994). Portanto, existe um maior investimento em crescimento somático do que em estruturas usadas no combate, este último observado nos machos (Alves *et al.*, 2017; Baeza e Hernáez, 2015; Hernáez *et al.*, 2023; Huber, 2005). Pelo contrário, um menor tamanho corporal masculino favorece

o movimento dos machos entre as galerias durante a procura por fêmeas receptivas, o que já foi reportado para outras espécies com um sistema de acasalamento não monógamo, como em *A. patagoniensis* (João e Hernáez, 2021) e *D. crinitichelis* (Alves *et al.*, 2017). Isso ocorre, pois, um tamanho corporal menor nos machos aumentaria sua agilidade e facilitaria seu movimento entre as galerias, favorecendo uma maior taxa de encontro de machos com potenciais parceiras de acasalamento, além de permitir passar despercebido por predadores, o que vai de acordo com a quantidade de organismos solitários observados neste estudo (Alves *et al.*, 2017; Baeza e Thiel, 2007; Shuster e Wade, 2003).

Os quelípodos nos machos de *A. leptodactyla* apresentaram tamanhos maiores em comparação com as fêmeas. Um quelípodo maior nos machos pode conferir vantagens no processo de competição macho-macho para o acasalamento com novas parceiras sexuais (visto em espécies não monógamas), especialmente no caso que os machos vagueiam entre galerias em busca de fêmeas receptivas (Baeza e Thiel, 2007; Bauer, 2004). Portanto, apesar de a seleção sexual para quelípodos desenvolvidos aparentar ser fraca nos machos de *A. leptodactyla*, há indicativos que ela não é inexistente. Porém, existe também o indicativo de que os quelípodos de *A. leptodactyla* possam ter outra função que não seja a competição. Dentre essas outras funções, podem ser mencionadas a defesa do espaço da galeria ou até mesmo a defesa contra predadores no processo de saída da galeria.

A revisão do tamanho corporal dos machos e fêmeas que compoem os pares sugere que em *A. leptodactyla* não existe uma escolha do parceiro sexual. Esse parece ser um padrão comum para outras espécies de Pinnotheridae em que também tem sido observado uma baixa correlação entre o tamanho corporal dos indivíduos que compõem os pares heterossexuais (Alves *et al.*, 2017; João e Hernáez, 2021). A ausência de correlação entre o tamanho dos indivíduos envolvidos num casal heterossexual reforça, por um lado, a ideia de que os caranguejos se acasalam de forma aleatória e, por outro, que provavelmente os machos em *A. leptodactyla* se movimentam entre as galerias em busca de fêmeas receptivas. Esse último argumento afasta novamente a espécie estudada de qualquer proximidade com um sistema de acasalamento monogâmico, dado que neste tipo de espécies é encontrada uma forte correlação entre machos e fêmeas pareados que compartilham o mesmo indivíduo hospedeiro (Alves *et al.*, 2017; Peiró *et al.*, 2012). Tal resultado revela que o acasalamento em *A. leptodactyla* é aleatório (panmítico), o que sugere a

instabilidade de pares, apoiando a ideia de que os caranguejos, provavelmente os machos, alternam entre as galerias em busca de seus respectivos parceiros sexuais, o que já foi observado em crustáceos simbióticos que utilizam os hospedeiros por curtos períodos de tempo, por exemplo: *A. aidae* (Peiró *et al.*, 2012), *A. patagoniensis* (João e Hernáez, 2021), *D. crinitichelis* (Alves *et al.*, 2017) e *L. mitra* (Baeza e Thiel, 2000).

O padrão comum que é observado em várias espécies monogâmicas, após a maturação sexual, são machos e fêmeas que não apresentam diferenças nas taxas de crescimento, com o corpo e o quelípodo crescendo a uma mesma velocidade (Baeza *et al.*, 2016). Portanto, a seleção sexual para essas estruturas é fraca e, consequentemente, não existe a necessidade de desenvolver estruturas especializadas na disputa intrasexual por fêmeas receptivas (Baeza *et al.*, 2016). Porém, para *A. leptodactyla*, o padrão de crescimento para os quelípodos, a partir da maturação sexual, foi do tipo alométrico positivo nos machos e negativo nas fêmeas. Isso reforça a ideia de que os machos e as fêmeas utilizam de forma diferencial a energia durante o crescimento na fase adulta. Os machos alocam energia para o crescimento do quelípodo, que é utilizado na competição por fêmeas receptivas ou na defesa da galeria, enquanto que as fêmeas alocam essa energia no crescimento corporal para aumentar seu potencial reprodutivo, num padrão similar ao observado em outros caranguejos-ervilha, por exemplo: *A. aidae* (Peiró *et al.*, 2012), *A. pagatoniensis* (João e Hernáez, 2021) e *P. valdiviensis* (Baeza e Hernáez, 2015). Porém, apesar de ser observado um crescimento alométrico para esta espécie, ele não foi tão marcante, tendendo ao isométrico. Isso sugere que a seleção sexual para *A. leptodactyla* possa ser fraca, porém não inexistente.

7 CONCLUSÃO

Existem aspectos em *A. leptodactyla* que são indicativos tanto de espécies monogâmicas quanto de espécies não monogâmicas. Porém, concluímos que a espécie aqui estudada não é socialmente monogâmica, pois apesar de o baixo grau de dimorfismo sexual e uma proporção sexual não tendenciosa serem indicativos de monogamia, a organização social desta espécie contradiz com o que é reportado para espécies monogâmicas. Uma espécie socialmente monógama é aquela em que existe uma associação a longo prazo entre dois indivíduos de diferentes sexos por um tempo que supera um ciclo reprodutivo, o que não foi observado para *A. leptodactyla*, visto que foram encontrados organismos solitários mais frequentemente que o acaso neste presente estudo. A ausência de acasalamento seletivo e o crescimento alométrico, este último apesar de fraco, também são indicativos que suportam a ideia de não monogamia para a espécie.

Todavia, mesmo não sendo socialmente monogâmico, todos os aspectos aqui então estudados nos levam a levantar a hipótese de que *A. leptodactyla* poderia se encontrar em uma fase intermediária da evolução de um sistema de acasalamento, possivelmente transitando da monogamia para a poligamia, sendo o primeiro estudo a relatar essa característica transitória em uma espécie de caranguejo-ervilha. Além disso, apesar da seleção sexual nesta espécie ser fraca, é observado que ela não é inexistente, podendo já apresentar estruturas mais aptas para a competição, estruturas estas já bem desenvolvidas em espécies que são comprovadamente poligâmicas.

É então recomendável no futuro dar continuidade à investigação do sistema de acasalamento de *A. leptodactyla*, direcionando estudos experimentais sobre o comportamento de acasalamento dessa espécie, estudos histológicos para conhecer a morfologia do receptáculo seminal e dessa forma compreender se existe competição espermática pós-acasalamento e, por fim, estudos moleculares para elucidar se a massa de ovos nas fêmeas estaria sendo produzida a partir de um único macho ou de machos diferentes.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, J.; GREENWOOD, P.; NAYLOR, C. Evolutionary aspects of environmental sex determination. **International Journal of Invertebrate Reproduction and Development**, v. 11, n. 2, p. 123-135, 1987.
- AHYONG, S. T.; CALDWELL, R. L.; ERDMANN, M. V. Collecting and processing stomatopods. **Journal of crustacean biology**, v. 37, n. 1, p. 109–114, 2017.
- ALCOCK, J. **The triumph of sociobiology**. Oxford University Press, 2001.
- ALMEIDA, A.O. *et al.* Shallow-water anomuran and brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from southern Bahia, Brazil. **Latin american journal of aquatic research**, v. 38, n. 3, p. 329-376, 2010.
- 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, 2017.
- AMBLER, J. W.; FERRARI, F. D.; FORNSHELL, J. A. Population-structure and swarm formation of the cyclopoid copepod *Dioithona oculata* near mangrove cays. **Journal of Plankton Research**, v. 13, p. 1257–1272, 1991.
- ANDERSSON, M. **Sexual selection**. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1994.
- AQUILONI, L.; GHERARDI, F. Mutual mate choice in crayfish: large body size is selected by both sexes, virginity by males only. **Journal of Zoology**, v. 274, n. 2, p. 171-179, 2008.
- ASAKURA, A. *al.* The evolution of mating systems in decapod crustaceans. **Crustacean Issues**, v. 18, p. 121-182, 2009.
- ASAKURA, A.K.I.R.A. The Evolution of mating systems in decapod crustaceans. **Crustaceana**, v. 18, p. 121-182, 2009.
- AZOFEIFA-SOLANO, J. C.; SIBAJA-CORDERO, J. A.; INGO, S. Sexual dimorphism of the major chela and sex ratio as indicators of the mating system in the estuarine snapping shrimp *Alpheus colombiensis* Wicksten, 1988 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). **The Journal of Crustacean Biology**, n. 6, p. 649–656, 2020.
- BAEZA, J. A. Indicadores de monogamia en el cangrejo comensal *Pinnixa transversalis* (Milne Edwards & 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.
- BAEZA, J. A. 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.

BAEZA, J. A. *et al.* Monogamy in a hyper-symbiotic shrimp. **PloS one**, v. 11, n. 3, p. e0149797, 2016.

BAEZA, J.A.; ASOREY, C.M. Testing the role of male–male competition in the evolution of sexual dimorphism: a comparison between two species of porcelain crabs. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 105, n. 3, p. 548-558, 2012.

BAEZA, J. A.; DÍAZ-VALDÉS, M. The symbiotic shrimp *A scidonia flavomaculata* lives solitarily in the tunicate *Ascidia mentula*: implications for its mating system. **Invertebrate Biology**, n. 4, p. 351–361, 2011.

BAEZA, J.A.; HERNÁEZ, P. Population Distribution, Sexual Dimorphism, and Reproductive Parameters in the Crab *Pinnixa Valdiviensis* (Decapoda: Pinnotheridae), a Symbiont of the Ghost Shrimp *Callichirus garthi* in the Southeastern Pacific. **Journal of Crustacean Biology**, n. 1, p. 68–75, 2015.

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

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

BAEZA, J. A.; 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.

BAEZA, J.A; THIEL, M. The mating system of symbiotic crustaceans. **Evolutionary ecology of social and sexual systems**, p. 249-268, 2007.

BAGGIO, R. A. *et al.* Genetic evidence for multiple paternity in the mangrove land crab *Ucides cordatus* (Decapoda: Ocypodidae). **Marine Biology Research**, v. 7, n. 5, p. 520–524, 2011.

BAUER, M. **Crustacean Sexual Biology**. New York, NY: Columbia University Press, 1991.

BAUER, R. T. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. **Journal of crustacean biology**, v. 6, n. 3, p. 313, 1986.

BAUER, R. T. ELEVEN. Sperm transfer and storage structures in penaeoid shrimps: A functional and phylogenetic perspective. In: BAUER, R. T.; MARTIN, J. W. (Eds.). **Crustacean Sexual Biology**. New York Chichester, West Sussex: Columbia University Press, p. 183–207, 1991.

BAUER, R. T. Role of the petasma and appendices masculinae during copulation and insemination in the penaeoid shrimp, *Sicyonia dorsalis* (Crustacea: Decapoda:

Dendrobranchiata). **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 29, p. 173–184, 1996.

BAUER, R.T. Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. **Journal of Crustacean Biology**, v. 20, n. 5, p. 116-128, 2000.

BAUER, R.T. **Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans**. University of Oklahoma Press, 2004.

BAUER, R. T. Hermaphroditism in caridean shrimps: mating systems, sociobiology, and evolution, with special reference to Lysmata. **Evolutionary ecology of social and sexual systems: Crustaceans as model organism**, p. 232-248, 2007.

BAUER, R. T.; CASKEY, J. L. Flagellar setae of the second antennae in decapod shrimps: sexual dimorphism and possible role in detection of contact sex pheromones. **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 49, p. 51–60, 2006.

BAUER, R. T.; MIN, L. J. Spermatophores and plug substance of the marine shrimp *Trachypenaeus similis* (Crustacea: Decapoda: Penaeidae): Formation in the male reproductive tract and disposition in the inseminated female. **The biological bulletin**, v. 185, n. 2, p. 174–185, 1993.

BAUER, R. T.; THIEL, M. First description of a pure-search mating system and protandry in the shrimp *Rhynchocinetes uritai* (Decapoda: Caridea). **Journal of crustacean biology**, v. 31, n. 2, p. 286–295, 2011.

BELK, D. Anostracan mating behavior: a case of scramble-competition polygyny. Pages 111-125 in. In: MARTIN, J. W.; BAUER, R. T. (Eds.). **Crustacean Sexual Biology**. New York: Columbia University Press, 1991.

BELL, J.L.; STANCYK, S. E. Population dynamics and reproduction of *Dissodactylus mellitae* (Brachyura: Pinnotheridae) on its sand dollar host *Mellita quinquiesperforata* (Echinodermata). **Marine ecology progress series. Oldendorf**, v. 13, n. 2, p. 141-149, 1983.

BERRILL, M. The Burrowing, Aggressive and Early Larval Behavior of *Neaxius Vivesi* (Bouvier) (Decapoda, Thalassinidea). **Crustaceana**, v. 29, n. 1, p. 92–98, 1975.

BEZERRA, L.A. *et al.* Ocorrência da família Pinnotheridae De Haan (Crustacea, Decapoda, Brachyura) no litoral do Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, p. 1038-1043, 2006.

BILODEAU, A. L.; FELDER, D. L.; NEIGEL, J. E. Multiple paternity in the thalassinidean ghost shrimp, *Callichirus islagrande* (Crustacea: Decapoda: Callianassidae). **Marine Biology**, v. 146, p. 381-385, 2005.

BLANCKENHORN, W. U. The evolution of body size: what keeps organisms small? **The quarterly review of biology**, v. 75, n. 4, p. 385–407, 2000.

BONDURIANSKY, R. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. **Evolution**, v. 61, n. 4, p. 838-849, 2007.

BOROWSKY, B. Laboratory observations of the pattern of reproduction of *Elasmopus levis* (Crustacea: Amphipoda). **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**, v. 12, p. 245–270, 1986.

BOROWSKY, B. Patterns of reproduction of some amphipod crustaceans and insights into the nature of their stimuli. In: BAUER, R. T.; MARTIN, J. W. (Eds.). **Crustacean Sexual Biology**. New York: Columbia University Press, 1991.

BOTTER-CARVALHO, M. L.; SANTOS, P.J.P dos; CARVALHO, P.V.V.C. Population dynamics of *Callichirus major* (Say, 1818)(Crustacea, Thalassinidea) on a beach in northeastern Brazil. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 71, n. 3-4, p. 508-516, 2007.

BOXSHALL, G. A. Preface to the themed discussion on 'Mating biology of copepod crustaceans. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 353, p. 669–670, 1998.

BRENNAN, P. Sexual selection the role of parental care. **Nature Education Knowledge**, London, v.3, n. 10, p. 79, 2012.

BUTLER, S.N.; REID, M; BIRD, F.L. Population biology of the ghost shrimps, *Trypaea australiensis* and *Biffarius arenosus* (Decapoda: Thalassinidea), in Western Port, Victoria. **Memoirs of Museum Victoria**, v. 66, p. 43-59, 2009.

CAMPOS, E. Tumidotheres, a New Genus for Pinnotheres margarita Smith, 1869, and Pinnotheres maculatus Say, 1818 (Brachyura: Pinnotheridae). **Journal of crustacean biology**, v. 9, n. 4, p. 672, 1989.

CAMPOS, E.; CAMPOS, A.-R. D. The intertidal brachyuran crabs from estuaries of the west coast Baja California, Mexico (Crustacea: Brachyura). **Marine biodiversity records**, v. 5, n. e117, 2012.

CAMPOS, E.; DE CAMPOS, A. R.; DE LEÓN-GONZÁLEZ, J. A. Diversity and ecological remarks of ectocommensals and ectoparasites (Annelida, Crustacea, Mollusca) of echinoids (Echinoidea: Mellitidae) in the Sea of Cortez, Mexico. **Parasitology research**, v. 105, n. 2, p. 479–487, 2009.

CANDISANI, L.C.; SUMIDA, P.Y.; PIRES-VANIN, A.S. Burrow morphology and mating behaviour of the thalassinidean shrimp *Upogebia noronhensis*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 81, n. 5, p. 799-803, 2001.

CHEVERUD, J.M. Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. **American Journal of Physical Anthropology**, v. 59, n. 2, p. 139-149, 1982.

CHRISTENSEN, A. M.; MCDERMOTT, J. J. Life-history and biology of the oyster crab, *Pinnotheres ostreum* say. **The biological bulletin**, v. 114, n. 2, p. 146–179, 1958.

CLUTTON-BROCK, T.H.; PARKER, G.A. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. **The Quarterly Review of Biology**, v. 67, n. 4, p. 437–456, 1992.

COELHO, P. A. Revisão do Gênero *Pinnixa* White, 1846, no Brasil (CRUSTACEA, DECAPODA, PINNOTHERIDAE). **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco**, v. 25, n. 1, p. 163 – 193, 1997.

CONLAN, K. E. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism in the amphipod Crustacea. **Hydrobiologia**, v. 223, p. 255–282, 1991.

CORGOS, A.; FREIRE, J. Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. **ICES journal of marine science: journal du conseil**, v. 63, n. 5, p. 851–859, 2006.

CORREA, C. *et al.* Male dominance hierarchy and mating tactics in The Rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). **Journal of crustacean biology**, v. 23, n. 1, p. 33–45, 2003.

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, C.M. **Ocorrência de poliandria na broca-do-café, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)**. 2014. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2014.

COTHRAN, R; THIEL, M. (Ed.). **The natural history of the Crustacea: reproductive biology: volume VI**. Oxford University Press, USA, 2020.

CRESPI, B.J. Causes of assortative mating in arthropods. **Animal behaviour**, v. 38, n. 6, p. 980–1000, 1989.

DARWIN C. **On the Origin of Species by means of Natural Selection**. Murray, London, 1859

DARWIN, C. **The descent of man, and selection in relation to sex**. New York: D. Appleton and company, 1871.

DE BARY, A. **Ercheinung der symbiose**. Verlag Von Karl J. Trubner, 1879

DE BRUYN, C. *et al.* Symbiosis between the pea crab *Dissodactylus primitivus* and its echinoid host *Meoma ventricosa*: potential consequences for the crab mating system. **Marine ecology progress series**, v. 375, p. 173–183, 2009.

DE GIER, W.; BECKER, C. A review of the ecomorphology of pinnotherine pea crabs (Brachyura: Pinnotheridae), with an updated list of symbiont-host associations. **Diversity**, v. 12, n. 11, p. 431, 2020.

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

DE VASCONCELOS, L.M. **Evidências genéticas da ocorrência de monogamia para *Hippocampus reidi* Ginsburg, 1933 (Syngnathidae: Teleostei) no estuário do Rio Mamanguape (paraíba, brasil)**. 2015. Trabalho de Conclusão de Curso – Universidade Federal da Paraíba, 2015.

DEL CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S.; RICO-GRAY, V. (Ed.). **Tropical Biology and Conservation Management-Volume IX: Desert Ecosystems**. EOLSS Publications, 2009.

DENNENMOSER, S.; THIEL, M. Cryptic female choice in crustaceans. In: **Cryptic Female Choice in Arthropods**. Cham: Springer International Publishing, p. 203–237, 2015.

DEVINE, C. E. Ecology of *Callinassa filholi* Milne-Edwards, 1878 (Crustacea, Thalassinidea). **Trans. Proc. Roy. Soc. New Zealand**, n. 8, p. 93–110, 1966.

DICK, J. T. A.; ELWOOD, R. W. Symmetrical assessment of female quality by male *Gammarus pulex* (Amphipoda) during struggles over precopula females. **Animal behaviour**, v. 40, n. 5, p. 877–883, 1990.

DIESEL, R. Population dynamics of the symbolic spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda, Majidae). **Marine Biology**, v. 91, p. 481–489, 1986.

DIESEL, R. Sperm Competition and the Evolution of Mating Behavior in Brachyura, with Special Reference to Spider Crabs (Decapoda, Majidae). In: **Crustacean sexual biology**. Columbia University Press, p. 145-163, 1991.

DOS SANTOS ALVES, E.; DE ALMEIDA RODRIGUES, S.. Distributional Patterns of *Austinia patagoniensis* (Rathbun, 1918) (Decapoda: Pinnotheridae), A Symbiotic Crab of "*Callichirus major*" (Decapoda: Callinassidae), in Balneário Camboriú Beach, Santa Catarina, Brazil. **Journal of Coastal Research**, p. 408-417, 2003.

DUFFY, J.E.; THIEL, M. (Ed.). **Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms**. Oxford University Press, 2007.

DWORSCHAK, P.C. The role of tegumental glands in burrow construction by two Mediterranean callinassid shrimp. **Senckenbergiana maritima**, v. 28, p. 143-149, 1998.

DWORSCHAK, P. C. Methods collecting Axiidea and Gebiidea (Decapoda): a review. **Ann Naturhist Mus Wien B Bot Zool**, v. 117, p. 5–21, 2015.

DWORSCHAK, P. C.; KOLLER, H.; ABED-NAVANDI, D. Burrow structure, burrowing and feeding behaviour of *Corallianassa longiventris* and *Pestarella tyrrhena* (Crustacea, Thalassinidea, Callianassidae). **Marine Biology**, v. 148, p. 1369-1382, 2006.

DWORSCHAK, P.C.; OTT, J.A. Decapod burrows in mangrove-channel and back-reef environments at the Atlantic barrier reef, Belize. **Ichnos: An International Journal of Plant & Animal**, v. 2, n. 4, p. 277-290, 1993.

EBERHARD, W.G. **Female control: sexual selection by cryptic female choice**. Princeton University Press, 1996.

EBERHARD, W.G. *et al.* One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. **Evolution**, v. 52, n. 2, p. 415-431, 1998.

EBERHARD, W.G. *et al.* Sexual selection and static allometry: the importance of function. **The Quarterly Review of Biology**, v. 93, n. 3, p. 207-250, 2018.

ELLIOT J.M. **Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates**. Freshwater Biological Association, 1983.

EMLLEN, D.J. Integrating development with Evolution: A case study with Beetle horns. **BioScience**, Washington, v. 50, n. 5, p. 403-418, 2000

EMLLEN, S.T.; ORING, L.W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. **Science**, v. 197, n. 4300, p. 215-223, 1977.

FELDER, D.L. Diversity and ecological significance of deep-burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of the Americas (Decapoda: Thalassinidea). **Interciencia**, v. 26, n. 10, p. 440-449, 2001.

FELDER, D. L. Ventrally sclerotized members of *Lepidophthalmus* (Crustacea : Decapoda : Callianassidae) from the Eastern Pacific. **Ann Naturhist Mus Wien B**, v. 104, p. 429–442, 2003.

FELDER, D. L.; LOVETT, D. L. Relative growth and sexual maturation in the estuarine ghost shrimp *Callianassa louisianensis* Schmitt, 1935. **Journal of crustacean biology**, v. 9, n. 4, p. 540, 1989.

FRANKHAM, R.; BALLOU, J. D.; BRISCOE, D. A. **Fundamentos da Genética da Conservação**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2008.

FUSEYA, R. Notes on the stopper of the kuruma prawn *Marsupenaeus japonicus*. **Cancer**, v. 15, p. 7–19, 2006.

GALEOTTI, P. *et al.* Sperm removal and ejaculate size correlate with chelae asymmetry in a freshwater crayfish species. **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 62, n. 11, p. 1739–1745, 2008.

GALIPAUD, M.; BOLLACHE, L.; DECHAUME-MONCHARMONT, F.-X. Assortative mating by size without a size-based preference: the female-sooner norm as a mate-guarding criterion. **Animal behaviour**, v. 85, n. 1, p. 35–41, 2013.

GARTH, J. **The Crustacea Decapoda Brachyura of Chile**. CWK Gleerup, 1957.

GERRISH, G. A.; MORIN, J. G. Living in sympatry via differentiation in time, space and display characters of courtship behaviors of bioluminescent marine ostracods. **Marine biology**, v. 163, n. 9, p. 190, 2016.

GOSSELIN, L.A.; CHIA, F.S. Distribution and dispersal of early juvenile snails: effectiveness of intertidal microhabitats as refuges and food sources. **Marine Ecology Progress Series**, v. 128, p. 213–223, 1995.

GOULD, S. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 41, n. 4, p. 587–640, 1966.

GRAFEN, A.; RIDLEY, M. A model of mate guarding. **Journal of theoretical biology**, v. 102, n. 4, p. 549–567, 1983.

GRAHAM, Z. A. *et al.* The longer the better: evidence that narwhal tusks are sexually selected. **Biology letters**, v. 16, n. 3, p. 20190950, 2020.

HAMEL, J. F.; NG, P. K. L.; MERCIER, A. A life cycle of the pea crab *Pinnotheres halingi* sp. nov., an obligate symbiont of the sea cucumber *Holothuria scabra* Jaeger. **Ophelia**, v. 50, p. 149–175, 1999.

HARARI, A. R.; HANDLER, A. M.; LANDOLT, P. J. Size-assortative mating, male choice and female choice in the curculionid beetle *Diaprepes abbreviates*. **Animal Behaviour**, v. 58, p. 1191–1200, 1999.

HARRISON R.J. *et al.* **The Behavior and Physiology of Pinnipeds**. Appleton-Century-Croft, 1968

HARTNOLL, R. G. The determination of relative growth in Crustacea. **Crustaceana**, v. 34, n. 3, p. 281–293, 1978.

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

HARTNOLL, R. G. **The Biology of Crustacea: embryology, morphology and genetics**. Academic Press, p. 111–196, 1982.

HEARD, R.W.; MANNING, R.B. *Austinixa*, a new genus of pinnotherid crab (Crustacea: Decapoda: Brachyura), with the description of *A. hardyi*, a new species from Tobago, West Indies. **PROCEEDINGS-BIOLOGICAL SOCIETY OF WASHINGTON**, v. 110, p. 393–398, 1997.

HERNÁEZ, P. An update on reproduction in ghost shrimps (Decapoda: Axiidea) and mud lobsters (Decapoda: Gebiidea). In: **Marine Ecology - Biotic and Abiotic Interactions**. InTech, p. 231-253, 2018.

HERNÁEZ, P. *et al.* Reproductive biology of the ghost shrimp *Lepidophthalmus bocourti* (A. Milne-Edwards, 1870) (Decapoda: Axiidea: Callianassidae): a tropical species with a seasonal reproduction. **Marine Biology Research**, v. 8, p. 635–643, 2012.

HERNÁEZ, P. *et al.* Monogamy in the burrowing shrimp *Axianassa australis* Rodrigues & Shimizu, 1992 (Decapoda, gebiidea, axianassidae). **The biological bulletin**, v. 242, n. 2, p. 87–96, 2022.

HERNÁEZ, P. *et al.* Unraveling the mating system of the burrowing shrimp *Lepidophthalmus siriboia* (Decapoda, Callichiridae) based on life history traits. **Ethology ecology & evolution**, in prelo, 2023.

HERNÁEZ, P.; FENBERG, P. B.; RIVADENEIRA, M. M. Departing from an ideal: An asymmetric, bimodal and non Equatorial latitudinal gradient of marine diversity in Western Atlantic burrowing shrimps (Decapoda: Axiidea and Gebiidea). **J Biogeogr**, v. 48, p. 650–661, 2021.

HERNÁEZ, P.; GAMBOA-GONZÁLEZ, A.; DE GRAVE, S. *Callichirus garthi* is a valid species, distinct from *C. seilacheri* (Decapoda: Axiidea: Callianassidae). **Marine Biology Research**, n. 11, p. 990–997, 2015.

HERNÁEZ, P.; JOÃO, M. Social structure, sexual dimorphism and relative growth in the ghost shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae) from the tropical eastern Pacific. **Marine Biology Research**, v. 14, p. 856–867, 2018.

HERNÁEZ, P.; PALMA, S.; WEHRTMANN, I. S. Egg production of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott 1955) (Decapoda, Callianassidae) in northern Chile. **Helgoland marine research**, v. 62, n. 4, p. 351–356, 2008.

HERNÁEZ, P.; WEHRTMANN, I. S. Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. **Rev Biol Trop**, v. 55, p. 141–152, 2007.

HEURING, W. L.; HUGHES, M. Continuously choosy males and seasonally faithful females: sex and season differences underlie size-assortative pairing. **Animal behaviour**, v. 160, p. 91–98, 2020.

HIRST, A. G.; KJØRBOE, T. Macroevolutionary patterns of sexual size dimorphism in copepods. **Proceedings. Biological sciences**, v. 281, n. 1791, p. 20140739, 2014.

HOEFLER, C. D. Male mate choice and size-assortative pairing in a jumping spider, *Phidippus clarus*. **Animal behaviour**, v. 73, n. 6, p. 943–954, 2007.

HUBER, B. A. Sexual selection research on spiders: progress and biases. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 80, n. 03, p. 363, 2005.

INGLE, R. W.; THOMAS, W. Mating and spawning of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). **Journal of Zoology**, v. 173, n. 4, p. 525-538, 1974.

JAMES, R.; ATKINSON, A.; EASTMAN, L. B. Burrow dwelling in Crustacea. In: THIEL, M.; WATLING, L. (Eds.). **Life Styles and Feeding Biology. The Natural History of the Crustacea**. Oxford University Press, v. 2, p. 78–117, 2015.

JIVOFF, P. The relative roles of predation and sperm competition on the duration of the post-copulatory association between the sexes in the blue crab, *Callinectes sapidus*. **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 40, n. 3, p. 175–185, 1997.

JIVOFF, P.; HINES, A. H. Female behaviour, sexual competition and mate guarding in the blue crab, *Callinectes sapidus*. **Animal behaviour**, v. 55, n. 3, p. 589–603, 1998.

JOÃO, M. C. A.; HERNÁEZ, P. Burrow use and sexual dimorphism as indicators of the mating system in the symbiotic pea crab *Austinixa patagoniensis* (Rathbun 1918) (Decapoda, Brachyura, Pinnotheridae). **Marine ecology**, v. 42, n. 5, 2021.

JOHNSON, C. Multiple insemination and sperm storage in the isopod, venezillo evergladensis Schultz, 1963. **Crustaceana**, v. 42, n. 3, p. 225–232, 1982.

JOHNSON, W. S.; STEVENS, M.; WATLING, L. Reproduction and development of marine peracaridans. In: **Advances in Marine Biology**, v. 39, p. 105–260, 2001.

JONES, A. G.; RATTERMAN, N. L. Mate choice and sexual selection: what have we learned since Darwin? **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, p. 10001–10008, 2009.

JORMALAINEN, V. Precopulatory mate guarding in crustaceans: Male competitive strategy and intersexual conflict. **The quarterly review of biology**, v. 73, n. 3, p. 275–304, 1998.

JORMALAINEN, V. Mating strategies in isopods from mate monopolization to conflicts. Pages 167-190 in. In: DUFFY, J. E.; THIEL, M. (Eds.). **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms**. New York: Oxford University Press, 2007.

JORMALAINEN, V.; MERILAITA, S. Female resistance and duration of mate-guarding in three aquatic peracarids (Crustacea). **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 36, n. 1, p. 43–48, 1995.

KATONA, S. K. Copulation in the Copepod *Eurytemora affinis* (Pope, 1880). **Crustaceana**, v. 28, n. 1, p. 89–95, 1975.

- KENSLEY, B. Notes on *Axiopsis* (*Axiopsis*) *serratifrons* (A. Milne Edwards) (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). **Proc Biol Soc Wash**, v. 93, p. 1253–1263, 1981.
- KIM, T. W. *et al.* Semilunar courtship rhythm of the fiddler crab *Uca lactea* in a habitat with great tidal variation. **Journal of ethology**, v. 22, n. 1, p. 63–68, 2004.
- KIØRBOE, T. Mate finding, mating, and copulation dynamics in a planktonic copepod *Oithona davisae*: there are too few males. **Limnology and Oceanography**, v. 52, p. 1511–1522, 2007.
- KLEIMAN, D. G. Monogamy in mammals. **The quarterly review of biology**, v. 52, n. 1, p. 39–69, 1977.
- KLINGENBERG, C. P.; ZIMMERMANN, M. Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of waterstriders. **Am Nat**, v. 140, p. 601–620, 1992.
- KLUG, H. *et al.* The mismeasurement of sexual selection. **Journal of evolutionary biology**, v. 23, n. 3, p. 447–462, 2010.
- KNEER, D. **The role of *Neaxius acanthus* (Thalassinidea: Strahlaxiidae) and its burrows in a tropical seagrass meadow, with some remarks on *Corallianassa coutierei* (Thalassinidea: Callianassidae)**. 2006. Dissertação (Mestrado) - Freie Universitiit Berlin, Berlin, 2006.
- KNOWLTON, N. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair-bonding snapping shrimp. **Evolution**, v. 34, n. 1, p. 161–173, 1980.
- KODRIC-BROWN, A.; SIBLY, R. M.; BROWN, J. H. The allometry of ornaments and weapons. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 23, p. 8733–8738, 2006.
- KRUCZYNSKI, W. L. Distribution and abundance of *Pinnotheres maculatus* Say in Bogue Sound, North Carolina. **Biological Bulletin**, v. 145, n. 3, p. 482–491, 1973.
- KVARNEMO, C.; AHNESJO, I. The dynamics of operational sex ratios. **Trends in ecology & evolution**, Amsterdam, v. 11, n. 10, p. 404–408, 1996.
- LACK, D. **Ecological Adaptations for Breeding in Birds**. (Methuen London), 1968.
- LEMAITRE, R.; RAMOS, G. E. A collection of Thalassinidea (Crustacea: Decapoda) from the Pacific Coast of Colombia, with description of a new species and a checklist of eastern Pacific species. **Proc Biol Soc Wash**, v. 105, p. 343–358, 1992.
- LOTT, F. **Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates**. Cambridge University Press, 1991.

MADRID, J.E.; PARKER, K.J.; OPHIR, A.G. Variation, plasticity, and alternative mating tactics: revisiting what we know about the socially monogamous prairie vole. **Advances in the Study of Behavior**, v. 52, p. 203-242, 2020.

MANNING, R. B.; FELDER, D. L. The *Pinnixa cristata* complex in the western Atlantic, with descriptions of two new species (Crustacea: Decapoda: Pinnotheridae). **Smithsonian contributions to zoology**, n. 473, p. 1–26, 1989.

MARSHALL, S. M.; ORR, A. P. **The Biology of a Marine Copepod Calanus finmarchicus**. London: Oliver and Boyd, 1955.

MARTIN, J.W.; CRANDALL, K.A.; FELDER, D.L. (Ed.). **Decapod crustacean phylogenetics**. CRC press, 2016.

MAYNARD-SMITH, J. **Models in Ecology**. Cambridge University Press, 1974

MCDERMOTT, J. J. Biology of the brachyuran crab *Pinnixa chaetoptera* Stimpson (Decapoda: Pinnotheridae) symbiotic with tubicolous polychaetes along the Atlantic coast of the United States, with additional notes on other polychaete associations. **Proceedings. Biological Society of Washington**, v. 118, n. 4, p. 742–764, 2005.

MIKHEEV, V. N.; PASTERNAK, A. F.; VALTONEN, E. T. Behavioural adaptations of argulid parasites (Crustacea: Branchiura) to major challenges in their life cycle. **Parasites & vectors**, v. 8, n. 1, p. 394, 2015.

MILLS, E. L. The biology of an ampeliscid amphipod crustacean sibling species pair. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, v. 24, n. 2, p. 305–355, 1967.

MOORE, P. G. The life histories of the amphipods *Lembos websteri* Bate and *Corophium bonnellii* Milne Edwards in kelp holdfasts. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 49, p. 1–50, 1981.

MOREAU, J. *et al.* Female remating and sperm competition patterns in a terrestrial crustacean. **Animal behaviour**, v. 64, n. 4, p. 569–577, 2002.

MORIN, J. G.; COHEN, A. C. ONE. Bioluminescent displays, courtship, and reproduction in ostracodes. In: BAUER, R. T.; MARTIN, J. W. (Eds.). **Crustacean Sexual Biology**. New York Chichester, West Sussex: Columbia University Press, p. 1-16, 1991

NAKASHIMA, Y. *Athanas kominatoensis* (Decapoda: Alpheidae): sex change as the best of a bad situation for subordinates. **Journal of Ethology**, n. 5, p. 145–159, 1987.

NATES, S. F.; FELDER, D. L. Impacts of burrowing ghost shrimp, genus *Lepidophthalmus* Crustacea: Decapoda: Thalassinidea, on penaeid shrimp culture. **Journal of the World Aquaculture Society**, v. 29, n. 2, p. 188–210, 1998.

- NATES, S. F.; FELDER, D. L. Growth and maturation of the ghost shrimp *Lepidophthalmus sinuensis* Lemaitre and Rodrigues, 1991 (Crustacea, Decapoda, Callinassidae), a burrowing pest in penaeid shrimp culture ponds. **Fish Bull**, v. 97, p. 526–541, 1999.
- NG, P. K. L.; GUINOT, D.; DAVIE, P. J. F. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant Brachyuran crabs of the world. **Raffles Bull. Zool**, v. 17, p. 1–286, 2008.
- OAKLEY, T. H. Myodocopa (Crustacea: Ostracoda) as models for evolutionary studies of light and vision: multiple origins of bioluminescence and extreme sexual dimorphism. **Hydrobiologia**, v. 538, n. 1–3, p. 179–192, 2005.
- OCAMPO, E. H. *et al.* Host-specific reproductive benefits, host selection behavior and host use pattern of the pinnotherid crab *Calyptraeotheres garthi*. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 429, p. 36–46, 2012.
- OULHEN, N.; SCHULZ, B. J.; TYLER, J. English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech, 'Die Erscheinung der Symbiose' ('De la symbiose'). **Symbiosis**, v. 69, p. 131–139, 2016.
- OYA, Y.; NAKAJIMA, H.; KAJIHARA, H. A new symbiotic relationship between a polyclad flatworm and a mantis shrimp: description of a new species of Emprostopharynx (Polycladida: Acotylea) associated with *Lysiosquilla maculata* (Crustacea: Stomatopoda). **Marine biodiversity**, v. 52, n. 5, p. 46, 2022.
- PALACIOS-THIEL E.; CUESTA J.A.; CAMPOS E.; FELDER D.L. Molecular genetic re-examination of subfamilies and polyphyly in the Family Pinnotheridae (Crustacea: Decapoda). In: MARTIN J.W.; CRANDALL K.A.; FELDER D.L. (Eds.) **Decapod Crustacean Phylogenetics**. Tayler & Francis/ CRC, Press, Florida. Crustacean Issues v, 18, p. 423–442, 2009.
- PALAORO, A. V.; BEERMANN, J. Overview of the mating systems of Crustacea. In: **Reproductive Biology**. London, England: Oxford University Press, p. 275–304, 2020
- PARKER, G.A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. **Biological reviews**, v. 45, n. 4, p. 525–567, 1970.
- PARKER, G. A. Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. **Behaviour**, v. 48, n. 1–4, p. 157–183, 1974.
- PASTERNAK, A. F.; MIKHEEV, V. N.; VALTONEN, E. T. Adaptive significance of the sexual size dimorphism in the fish ectoparasite *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura). **Doklady biological sciences**, v. 399, n. 1–6, p. 477–480, 2004.
- PEARCE, J. B. The biology of the mussel crab, *Fabia subquadrata* from the water of the San Juan Archipelago, Washington. **Pacific Science**, v. 20, p. 3–35, 1966.

PEARSE, A. S. On the habits of the crustaceans found in *Chaetopterus tubes* at Woods Hole, Massachusetts. **The biological bulletin**, v. 24, n. 2, p. 102, 1913.

PEIRO, D. F. *et al.* 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, 2012.

PÉLABON, C. *et al.* Evolution of morphological allometry: The evolvability of allometry. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1320, n. 1, p. 58–75, 2014.

PERSSON, L.; EKLOV, P. Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. **Ecology**, v. 76, n. 1, p. 70–81, 1995.

PEZZUTO, P. R. Decapoda : Thalassinidea : Callianassidae) in Cassino Beach, southern Brazil. **Marine Ecology**, v. 19, p. 89–109, 1998

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.

PILLAY, D. Ecosystem engineering by thalassinidean crustaceans: Response variability, contextual dependencies and perspectives on future research. **Diversity**, v. 11, n. 4, p. 64, 2019.

R CORE TEAM R: A language and environment for statistical computing. In: **R Foundation for Statistical Computing**. Vienna, Austria, 2020. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>> Acesso em: 13 ago. 2023.

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

REICHARD, U.H.; BOESCH, C. (Ed.). **Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals**. Cambridge: University Press, 2003.

REYNOLDS, J.D. Animal breeding systems. Trends in ecology & Evolution, Amsterdam, v. 11, n. 2, p. 68-72, 1996

RIDLEY, M. **The Explanation of Organic Diversity: The Comparative Method and Adaptations for Mating**. Oxford: Clarendon Press, 1983.

RIO, J.; HERNÁEZ, P.; PINHEIRO, M. Relative growth, sexual maturity and handedness in the ghost shrimp *Callichirus major* (Decapoda: Callianassidae) from the southwestern Atlantic. **Sci Mar**, v. 83, n. 2, p. 167–175, 2019.

RODRIGUES ALVES, D. F. *et al.* Mating System of the Snapping Shrimp *Synalpheus brevicarpus* (Caridea, Alpheidae) Inhabiting

Sponges *Dysidea* sp. (Demospongiae). **The biological bulletin**, v. 240, n. 2, p. 132–143, 2021.

RODRIGUES, S. A. Sobre a reprodução, embriologia e desenvolvimento larval de *Callichirus major* Say, 1818 (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). **Bolm Zool**, v. 1, p. 85–104, 1976.

RODRIGUES, S. A. Sobre o crescimento relativo de *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea, Decapoda, Thalassinidae). **Bolm Zool**, v. 9, p. 195–211, 1985.

RODRIGUES, S. A.; HÖLD, W. Burrowing behaviour of *Callichirus major* and *C. mirim*. **Wissenschaftlichen Film**, v. 41, p. 48–58, 1990.

RODRIGUES, S. A.; SHIMIZU, R. M. AUTOECOLOGIA DE *Callichirus major* (SAY, 1818). **Oecologia Brasiliensis**, v. 03, n. 01, p. 155–170, 1997.

ROSA FILHO, J.S.; GIRARD, T.C.; FRÉDOU, F.L. Population dynamics of the burrowing shrimp *Lepidophthalmus siriboia* Felder and Rodrigues, 1993 (Reptantia: Axiidea: Callianassidae) on the Amazonian coast. **Journal of Crustacean Biology**, v. 33, n. 4, p. 503–511, 2013.

ROWE, L. Convenience polyandry in a water strider: foraging conflicts and female control of copulation frequency and guarding duration. **Animal behaviour**, v. 44, p. 189–202, 1992.

ROWE, L.; HOULE, D. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. **Proceedings. Biological sciences**, v. 263, n. 1375, p. 1415–1421, 1996.

SAINTE-MARIE, B. *et al.* Multiple choice criteria and the dynamics of assortative mating during the first breeding season of female snow crab *Chionoecetes opilio* (Brachyura, Majidae). **Marine Ecology Progress Series**, v. 181, p. 141–153, 1999.

SANTHANAKUMAR, J. *et al.* Mate guarding behaviour in the supralittoral isopod, *Ligia dentipes* (Oniscidea) from the Andaman and Nicobar Islands. **Invertebrate Reproduction and Development**, v. 58, p. 128–137, 2014.

SCHMITT, W. L. Family Pinnotheridae. **Crustaceorum catalogus**. v. 3, p. 1–160, 1973.

SCHWARZKOPF, L.; ALFORD, R. A. Desiccation and shelter-site use in a tropical amphibian: comparing toads with physical models. **Functional Ecology**, p. 193–200, 1996.

SEARCY, W. A.; ANDERSSON, M. Sexual selection and the evolution of song. **Annual review of ecology and systematics**, v. 17, n. 1, p. 507–533, 1986.

SHIMODA, K. *et al.* Intraspecific behaviors and major cheliped sexual dimorphism in three congeneric callianassid shrimp. **Marine biology**, v. 146, n. 3, p. 543–557, 2005.

SHINE, R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. **The quarterly review of biology**, v. 64, n. 4, p. 419–461, 1989.

SHUSTER, S. M. Sexual selection in the socorro isopod, *Thermosphaeroma thermophilum* (cole) (Crustacea: Peracarida). **Animal behaviour**, v. 29, n. 3, p. 698–707, 1981.

SHUSTER, S. M. Alternative reproductive behaviors: Three discrete male morphs in *Paracerceis sculpta*, an intertidal isopod from the northern gulf of California. **Journal of crustacean biology**, v. 7, n. 2, p. 318, 1987.

SHUSTER, S. M. The Evolution of crustacean mating systems. In DUFFY J.M., THIEL M. (eds.), **Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms**. Oxford: Oxford University Press, p. 29-47, 2007.

SHUSTER, S. M.; WADE, M. J. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. **Nature**, v. 350, n. 6319, p. 608–610, 1991.

SHUSTER, S. M.; WADE, M. J. **Mating systems and strategies**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003.

SNEDDEN, W. A. Determinants of male mating success in the temperate crayfish *Orconectes rusticus*: Chela size and sperm competition. **Behaviour**, v. 115, n. 1–2, p. 100–113, 1990.

SOKAL R.R.; ROHLF F.J. **Biometry** W.H. Freeman & Company, 2011

SOMERTON, D. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. **Canadian journal of fisheries and aquatic sciences**, v. 37, n. 10, p. 1488–1494, 1980.

SOMIYA, R.; TAMAKI, A. Unraveling mating behavior for Axiidea (Crustacea: Decapoda): Burrow-dwelling callianassid shrimp in intertidal sandflat. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 486, p. 305–313, 2017.

SPARKES, T. C.; KEOGH, D. P.; HASKINS, K. E. Female resistance and male preference in a stream-dwelling isopod: effects of female molt characteristics. **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 47, n. 3, p. 145–155, 2000.

STAMHUIS, E. J. *et al.* Behaviour and time allocation of the burrowing shrimp *Callianassa subterranea* (Decapoda, Thalassinidea). **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 204, n. 1–2, p. 225–239, 1996.

STAUBER, L. A. Pinnotheres ostreum, parasitic on the american oyster, ostrea (*Gryphaea*) virginica. **The biological bulletin**, v. 88, n. 3, p. 269–291, 1945.

SUBRAMONIAM, T. Origin and occurrence of sexual and mating systems in Crustacea: A progression towards communal living and eusociality. **Journal of biosciences**, v. 38, n. 5, p. 951–969, 2013.

SUBRAMONIAM, T. **Sexual biology and reproduction in crustaceans**. San Diego, CA: Academic Press, 2016.

TEMELES, E. J. *et al.* Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. **Science (New York, N.Y.)**, v. 289, n. 5478, p. 441–443, 2000.

THIEL, E.P.; FELDER, D. L. Phylogeny of the genus *Austinixa* Heard & Manning, 1997, inferred from mitochondrial and nuclear molecular markers, with descriptions of three new species and redescription of *Austinixa filipensis* (Gassel, 1935) (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae). **Zootaxa**, v. 1, p. 101–134, 2020.

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

THIEL, M.; HINOJOSA, I. A. Mating behavior of female rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea)? indication for convenience polyandry and cryptic female choice. **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 55, n. 2, p. 113–121, 2003.

THORNHILL, R.; ALCOCK, J. **The evolution of insect mating systems**. Harvard University Press, 1983.

TODD, C.D. *et al.* Polyandry in the ectoparasitic copepod *Lepeophtheirus salmonis* despite complex precopulatory and postcopulatory mate-guarding. **Marine Ecology Progress Series**, v. 303, p. 225–234, 2005.

TORREJON-MAGALLANES, Josymar. sizeMat: An R package to estimate size at sexual maturity. **R Foundation for Statistical Computing**. Vienna, Austria, 2020.

VANDENBERG, S. G. Assortative mating, or who marries whom? **Behavior genetics**, v. 2, n. 2–3, p. 127–157, 1972.

WADDY, S. L.; AIKEN, D. E. Mating and insemination in the American lobster, *Homarus americanus*. In: BAUER R.T., MARTIN, J.W. (Eds.), **Crustacean Sexual Biology**. Columbia University Press, p. 126–144, 1991.

WEST-EBERHARD, M.J. Sexual selection, social competition, and speciation. **The quarterly review of biology**, v. 58, n. 2, p. 155–183, 1983.

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

WILSON, K.; HARDY, I. Statistical analysis of sex ratios: An introduction. In: HARDY, I. (Ed.). **Sex ratios: Concepts and research methods**. Cambridge University Press, v. 1, p. 48–92, 2002

WIMAN, F. H. Mating patterns and speciation in the fairy shrimp genus *Streptocephalus*. **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 33, n. 1Part1, p. 172–181, 1979.

WIMAN, F. H. Mating behavior in the *Streptocephalus* fairy shrimps (Crustacea: Anostraca). **The Southwestern naturalist**, v. 25, n. 4, p. 541, 1981.

WITTENBERGER, J. F.; TILSON, R. L. The evolution of monogamy: hypotheses and tests. **Annual Review of Ecology & Systematics**, v. 11, n. 1, p. 197–232, 1980.

WORMS. **Pinnotheridae De Haan, 1833**. 2023. Disponível em: <<https://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=106775>> Acesso em: 13 ago. 2023.

YANAGISAWA, Y.; HAMAISHI, A. Mate acquisition by a solitary crab *Zebrida adamsii*, a symbiont of the sea urchin. **Journal of Ethology**, v. 4, n. 2, p. 153-162, 1986.

ZAR J.H. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, 1996.