



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



COMPORTAMENTO SOCIAL DE *Alpheus estuariensis* (DECAPODA:
CARIDEA: ALPHEIDAE) E DE SUA RELAÇÃO COM ESPÉCIES
ASSOCIADAS AOS SEUS REFÚGIOS

Danillo Barroso Souza
Mestrado Acadêmico

São Cristóvão
Sergipe – Brasil
2018

Danillo Barroso Souza

COMPORTAMENTO SOCIAL DE *Alpheus estuariensis* (DECAPODA:
CARIDEA: ALPHEIDAE) E DE SUA RELAÇÃO COM ESPÉCIES
ASSOCIADAS A SEUS REFÚGIOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Luis Hirose.

Co-orientador: Prof. Dr. Douglas Fernandes Rodrigues Alves

São Cristóvão

Sergipe – Brasil

2018

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE

S729c Souza, Danilo Barroso.
Comportamento social de *Alpheus estuariesis* (Decapoda: caridea: alpheidae) e de sua relação com espécies associadas a seus refúgios / Danilo Barroso Souza; orientador Gustavo Luis Hirose. – São Cristóvão, 2018.
64 f.: il.

Dissertação (mestrado em Ecologia e Conservação)–
Universidade Federal de Sergipe, 2018.

1. Decápode(Crustáceo). 2. Comportamento social dos animais. 3. Acasalamento dos animais. I. Hirose, Gustavo Luis, orient. II. Título.

CDU 595.384

TERMO DE APROVAÇÃO

COMPORTAMENTO SOCIAL DE *Alpheus estuariensis* (DECAPODA: CARIDEA: ALPHEIDAE) E SUA RELAÇÃO COM ESPÉCIES ASSOCIADAS AOS SEUS REFÚGIOS

por

DANILLO BARROSO SOUZA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

APROVADA pela banca examinadora composta por



DR. GUSTAVO LUIS HIROSE
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe



DR. ANTÔNIO LEÃO CASTILHO
Universidade Estadual Paulista



DR. LEANDRO DE SOUSA SOUTO
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe

São Cristóvão/SE, 20 de fevereiro de 2018

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais, Lucivaldo e Vânia, por sempre terem sido os maiores incentivadores de minha educação em todos os aspectos, nos tempos bons e ruins, durante toda minha vida, por terem sido muito rigorosos quanto aos estudos desde muito pequeno e por terem me dado a oportunidade de cursar a graduação sem precisar trabalhar mesmo quando os tempos não foram os melhores. A dedicação integral à graduação foi fundamental para meu melhor desempenho durante o Mestrado. Sou muito grato também à minha irmã Gabriella, minha cabrinha de estimação, por sempre ter acreditado totalmente em mim e por também ser um exemplo quando o assunto é persistir. Muito obrigado!

Sou muito grato ao meu orientador, Gustavo, por ter feito jus à palavra “orientador” desde 2012, ainda na graduação, e por sempre me aconselhar, incentivar e colocar altas ideias em minha cabeça. Agradeço também por todas as zilhões de broncas que tomei nestes 2 anos de mestrado pelo meu jeito desastrado bem como pela paciência em lidar com minhas constantes ansiedades. Sou muito grato também por ter acreditado que eu poderia conseguir realizar o Mestrado mesmo tendo que trabalhar. Apenas depois de ter começado a cursar algumas disciplinas pude compreender como isso foi um voto de crença em minha capacidade. Só eu sei como alguns momentos foram complicados e dolorosos em conciliar essas duas grandes responsabilidades, mas eu consegui! Me sinto maior profissionalmente que há 2 anos atrás. Muito obrigado por isso!

Um grande obrigado também à pessoa mais paciente do mundo, meu co-orientador Douglas, por sempre me dar dicas de como agir, escrever, executar experimentos, por mesmo sem saber, me acalmar bastante quando eu ia agoniado tirar certas dúvidas referentes ao trabalho e claro, por sempre ter estado disposto a me ajudar em qualquer outro sentido que eu precisasse. Sua contribuição certamente me ajudou a crescer bastante também. Muito obrigado! Agradeço também a Samara, a única pessoa que eu consigo gostar mesmo me zoando tanto, por sempre ser muito solícita em tudo que precisei no laboratório, pela elaboração de uma das figuras da dissertação e por que não, por sempre ter me alimentado tão bem no laboratório?

Agradeço a TODOS os membros do Laboratório de Carcinologia pela ajuda valiosa e essencial em aspectos logísticos de meu trabalho. Agradeço especialmente a Rafinha, por ter me ajudado muito mais, sempre disponibilizando o próprio carro, tempo e algumas vezes o próprio dinheiro para me ajudar durante as coletas. Com certeza, meu trabalho caminhou mais rápido devido à sua ajuda. Muito obrigado, Rafinha! Um obrigado especial também para Sinara (nosso anjo do laboratório) e à grande amiga Luana por mesmo distante ter-se feito próxima durante esses 2 anos.

Agradeço aos grandes professores do PPEC que participaram de meu processo de crescimento (alguns desde a graduação) Adriana, Leandro, Marcelo, Renato, Sidney, Mário, Bianca e Andrea. Muito Obrigado também ao professor Marcelo e à professora Ayda Vera que gentilmente identificaram os peixes utilizados neste trabalho.

Obrigado a todos os colegas das turmas do Mestrado 2016.1 e 2016.2 pelos momentos vividos, em especial durante o curso de campo. Especialmente agradeço a Laurinha, Mônica, Tamiris, Tiagão, Jéssica, Alyne e Carol.

Agradeço muito à minha priminha Laís, mais nova que eu apenas 6 dias, por toda a vida que tivemos juntos. Quando o assunto é estudar, você certamente é um exemplo. Independente disso, seu amor, carinho e companheirismo foram essenciais em mais essa etapa de minha vida e sei que será assim em qualquer uma que vier. Muito obrigado, prima!

A TODOS os eternos colegas de graduação em especial a Jucy, minha eterna colega de colégio cuja rizada sempre me faz bem, a Thisciane (minha avó querida) por sempre ter aguentado e ouvido minhas reflexões sobre os vários aspectos da vida quando meu cérebro não me dá descanso e também por ter partilhado tanto de sua vida e pensamentos também. E por fim, agradeço a Marcos, uma pessoa que mesmo sendo bruta e crua em demonstrar sentimentos, ainda consegue mostrar que gosta e acredita em mim mim rrsr. Muito obrigado a vocês por ajudarem com companheirismo nesta etapa!

Agradeço à família do Colégio Estadual João Batista Nascimento por todo o convívio durante estes quase 4 anos, tornando a difícil tarefa de trabalhar e estudar tão mais leve. Muitos colegas de trabalho facilitaram e melhoraram imensamente minha vida durante o Mestrado. Como se já não bastasse as grandes gargalhadas que vocês me proporcionaram no longo caminho até a escola (gargalhadas estas que me fizeram tão bem quando eu já estava exausto, ansioso e louco por conta das disciplinas), as caronas que recebi de colegas generosos (alguns desviando seus caminhos para me deixar aqui ou ali mais próximo da UFS) para ir e vir não só pouparam meu tempo e energia, mas em algumas vezes fizeram com que eu conseguisse atravessar 2 cidades e chegar a tempo de monitorar meus experimentos. Por isso e muito mais, me sinto querido e vocês também são muito queridos/as por mim Valéria, Joaquina, Isabella, Ingrid, Fernanda, Nilzete, Islena, Geilma, Jailson, Marinete, Fabão, César, Rosinha, Telma, Jaqueline, Cristiano, Kelly e Cristina. MUITÍSSIMO Obrigado!

Não consigo contemplar a todos os que estiveram presentes em minha vida durante estes dois anos, mas se você estiver lendo este texto, de verdade, obrigado!

**“É melhor sentir dor que não sentir nada
O oposto do amor é a indiferença”
Stubborn Love, The Lumineers**

RESUMO

Certos grupos animais constroem e mantêm refúgios (tocas, ninhos etc) que lhes servem de proteção contra predadores, contra condições ambientais adversas como também como locais adequados para reprodução. A vida em refúgios pode não somente fornecer informações acerca do comportamento social da espécie que o utiliza, mas também aspectos relacionados às interações ecológicas, uma vez que a construção destes refúgios proporciona uma variedade de nichos que podem ser explorados por uma série de outros organismos. Estudos sugerem a associação entre *Salmoneus carvachoi* e *Alpheus estuariensis* bem como entre este último e peixes gobídeos do gênero *Gobionellus* devido ao fato de estes já terem sido encontrados compartilhando os refúgios de *A. estuariensis*. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi testar a hipótese da monopolização econômica de recurso e a hipótese de monogamia utilizando *A. estuariensis* como modelo. Também, objetivou-se testar a hipótese de que *S. carvachoi* é atraído quimicamente e visualmente por *A. estuariensis*. Por fim, foi testada a hipótese de que *A. estuariensis* é atraído quimicamente por *Gobionellus stomatus* e se este último é atraído visualmente por *A. estuariensis*, conforme já verificado em associações entre gobídeos e alfeídeos. As amostragens foram realizadas em duas áreas localizadas no estuário do Rio Vaza-Barris, Nordeste do Brasil, de Agosto a Novembro de 2016. A abundância média dos refúgios foi computada por meio de 30 réplicas aleatórias utilizando uma estrutura quadrada de 1,44 m². Quanto aos experimentos, os testes de atração química foram realizados em um aparato experimental formado por uma câmara central e duas câmaras laterais que podiam ser escolhidos pelos organismos testados em função do tratamento realizado. Os testes de atração visual foram realizados em aquários formados por um compartimento central e dois laterais, um dos quais abrigava *A. estuariensis*. Os camarões apresentaram uma distribuição aleatória em ambas as áreas. Machos e fêmeas encontrados juntos apresentaram uma baixa relação entre seus tamanhos, sendo os machos maiores que as fêmeas. Além disso, o quelípodo dos machos cresce proporcionalmente mais que o das fêmeas. A grande abundância de refúgios disponíveis no ambiente somados aos resultados já mencionados vai de encontro às hipóteses de comportamento de guarda e de monogamia. Não houve atração significativa em nenhum dos experimentos de *A. estuariensis* para com *G. stomatus* e vice-versa. Entretanto, *S. carvachoi* mostrou-se atraído por *A. estuariensis* em ambos os experimentos. Estes resultados, que contrastam com aqueles já verificados para algumas espécies de camarão da mesma família, gênero e até mesmo da mesma espécie, reforçam que Alpheidae pode ser utilizada como modelo no estudo sobre como condições ambientais são capazes de modular o comportamento social de uma espécie. Além disso, a utilização dos refúgios construídos e mantidos por *A. estuariensis* e, consequentemente os benefícios adquiridos nesta atividade é a principal causa da ocorrência de *S. carvachoi* e *G. stomatus* nas tocas deste camarão.

Palavras-chave: Associação, Atração química, Sistema de acasalamento, Comportamento de guarda.

ABSTRACT

Some animal groups construct and maintain refuges (burrows, nests, etc.) that serve as protection against predators, against adverse environmental conditions as well as suitable breeding sites. Life in refuges can not only provide information about the social behavior of the species that uses it, but also aspects related to ecological interactions, since the construction of these refuges provides a variety of niches that can be exploited by a number of other organisms. Studies suggest the association between *Salmoneus carvachoi* and *Alpheus estuariensis* as well as between the former and goby fish from genus *Gobionellus* due to the fact that they have already been found sharing the refuges of *A. estuariensis*. In this sense, the objective of this work was to test the hypothesis of resource economic monopolization and the hypothesis of monogamy using *A. estuariensis* as a model. Also, the objective was to test the hypothesis that *S. carvachoi* is attracted chemically and visually by *A. estuariensis*. Finally, we tested the hypothesis that *A. estuariensis* is attracted chemically by *Gobionellus stomatus* and if the latter is visually attracted by *A. estuariensis*, as already verified in associations between gobies and allies. Samplings were carried out in two areas located in the Vaza-Barris River estuary, Northeast Brazil, from August to November 2016. The average abundance of refuges was computed by means of 30 random replicates using a 1.44 m² square structure. As for the experiments, the chemical attraction tests were performed in an experimental apparatus formed by a central chamber and two lateral chambers that could be chosen by the organisms tested in function of the treatment performed. The visual attraction tests were performed in aquaria formed by a central compartment and two lateral ones, one of which housed *A. estuariensis*. The shrimp presented a random distribution in both areas. Males and females found together showed a low relation between their sizes, being the males greater than the females. In addition, the cheliped of males grow proportionally higher than that of females. The great abundance of refuges available in the environment added to the aforementioned results goes against the hypotheses of guarding behavior and monogamy. There was no significant attraction in any of the *A. estuariensis* experiments with *G. stomatus* and vice versa. However, *S. carvachoi* was attracted to *A. estuariensis* in both experiments. These results, which are not in agreement with those already verified for some species of shrimp of the same family, genus and even of the same species, reinforce the idea that Alpheidae can be used as model in the study on how environmental conditions are able to modulate the Social behavior of a species. In addition, the use of the refuge constructed and maintained by *A. estuariensis* and consequently the benefits acquired in this activity is the main cause of the co-occurrence of *S. carvachoi* and *G. stomatus* in the burrows of this shrimp.

Key-words: Association, Chemical attraction, Mating System, guarding behaviour

SUMÁRIO

Introdução Geral	1
Referências Bibliográficas	7
Capítulo 1: Testando a Hipótese da monopolização econômica de recursos e suas consequências para o sistema de acasalamento de <i>Alpheus estuariensis</i> (Decapoda, Caridea, Alpheidae).....	11
Introdução	13
Material e Métodos	16
Resultados.....	20
Discussão.....	28
Conclusão	32
Bibliografia.....	Erro! Indicador não definido.
Capítulo 2: Mecanismos sensoriais envolvidos na associação entre <i>Salmoneus carvachoi</i> (Caridea, Alpheidae) e <i>Gobionellus stomatus</i> (Perciformes, Gobiidae) utilizando os refúgios de <i>Alpheus estuariensis</i> (Caridea, Alpheidae)	40
Introdução	42
Material e Métodos	45
Resultados.....	49
Discussão.....	52
Conclusão	56
Bibliografia.....	56
Considerações Finais	64

Introdução Geral

O comportamento social de uma determinada espécie é formado por um conjunto complexo de diferentes elementos comportamentais realizados durante a interação com seus coespecíficos e compreende desde à maneira pela qual seus refúgios são protegidos até à forma pela qual a prole é defendida até seu crescimento (WILSON, 1975). Dentre os vários elementos que compõe o comportamento social, pode-se destacar o comportamento de guarda. Tal comportamento é empregado quando há necessidade de monopolizar determinados recursos como, por exemplo, alimento, parceiros sexuais e refúgios contra potenciais competidores. (FOSTER, 1985; HUBER, 1987). Na história de vida de uma determinada espécie, é esperado encontrar esse tipo de comportamento sempre que o gasto energético associado seja menor que os benefícios adquiridos (BAEZA; THIEL, 2003; BROWN, 1964; EMLLEN; ORING, 1977). Estudos apontam que a abundância do refúgio, em relação às espécies que o usam como abrigo, é uma variável importante em modular os custos e os benefícios envolvidos na monopolização deste e, portanto, a distribuição populacional dos organismos que utilizam este recurso (BAEZA, 2008; BAEZA; THIEL, 2007, 2003). Por exemplo, o êxito na monopolização de um hospedeiro (refúgio), é inversamente proporcional à abundância, complexidade estrutural e tamanho relativo deste (BAEZA; THIEL, 2003). Levando em consideração estes pressupostos, é esperado que refúgios abundantes não sejam guardados por seus habitantes devido ao alto custo energético envolvido (BAEZA; THIEL, 2007, 2003).

O comportamento de acasalamento, também conhecido como sistema de acasalamento, é outro aspecto que compõe comportamento social (CORREA; THIEL, 2003). O sistema de acasalamento de uma população pode ser definido como sendo a estratégia comportamental utilizada pelos indivíduos com a finalidade de conseguir parceiros sexuais. Tal comportamento envolve o número e a forma como os parceiros são adquiridos, a presença e as características envolvidas em qualquer ligação entre pares e os padrões de cuidado parental fornecido por parte de cada sexo (EMLLEN; ORING, 1977). O conhecimento acerca das estratégias de acasalamento tem crescido consideravelmente e revelado que, tanto vertebrados quanto invertebrados marinhos, podem exibir uma notável discrepância nas estratégias de acasalamento empregadas (BAEZA; THIEL, 2007; EMLLEN; ORING, 1977; SHUSTER; WADE, 2003). Por

exemplo, em algumas espécies é comum encontrar comportamento monogâmico, no qual os indivíduos vivem em seus refúgios aos pares (BAEZA, 2008, 2010; BAEZA et al., 2016a). Por outro lado, em algumas espécies, alguns machos monopolizam a maioria das oportunidades de acasalamento, constituindo um comportamento poligâmico (SHUSTER; WADE, 2003). Por fim, é possível encontrar espécies promiscuas em que os machos se engajam constantemente na busca de fêmeas receptivas em seus respectivos refúgios (BAUER; ABDALLA, 2001). Recentemente, Baeza & Thiel (2007) propuseram um modelo teórico para crustáceos que vivem em simbiose e sugerem que características ecológicas do hospedeiro, ou seja, seus refúgios, tais como abundância, distribuição, tamanho (em relação ao hóspede) e morfologia (complexidade estrutural) associados ao risco de predação fora destes, são importantes na determinação do padrão de utilização destes hospedeiros bem como do sistema de acasalamento adotado. Este mesmo modelo, segundo os próprios autores, pode ser aplicado para qualquer organismo que vive em refúgios discretos como, por exemplo, tocas.

A vida em refúgios discretos não somente pode fornecer detalhes a respeito de estratégias de acasalamento, mas também “insights” concernentes a interações ecológicas. Certos grupos animais constroem e mantêm tocas, pois estas lhes servem de proteção contra predadores, contra condições ambientais adversas que podem causar estresse e como locais adequados para reprodução e forrageio (BELLWOOD, 2002). Porém, ao fazerem isso, os construtores destes refúgios proporcionam uma variedade de nichos que podem ser explorados por uma série de outros organismos (HANSELL, 1993), favorecendo o desenvolvimento de interações simbióticas (aqui definida conforme De Bary (1865), citado por Vermeij (1983) como organismos diferentes vivendo juntos). Vários trabalhos registram a ocorrência de animais envolvidos neste tipo de interação por meio da utilização do refúgio construído e mantido por outros animais como seu próprio habitat (ANKER, 2003; ANKER et al., 2005; ANKER; VERA CARIBE; LIRA, 2006; DURÍŠ; ANKER, 2014; FROGLIA; ATKINSON, 1998). Dentre os vários aspectos relacionados às relações simbióticas, uma das questões interessantes diz respeito a quais mecanismos sensoriais são utilizados pelos simbioses para encontrar e, por fim, estabelecer e manter a relação com seus respectivos hóspedes.

Muitos organismos aquáticos possuem sistemas químico-sensoriais bem desenvolvidos que são adaptados a monitorar mudanças na composição química da água que os rodeia (CARR, 1988). Além disso, outros sentidos como, por exemplo, o tato e a visão podem ser utilizados com a finalidade de orientação em seus respectivos ambientes. De fato, há evidências de que estímulos químicos e visuais são importantes em promover a atração dos simbioses até seus hóspedes a distâncias consideráveis (ACHE; DAVENPORT, 1972; BAEZA et al., 2016b; DAVENPORT; CAMOUGIS; HICKOK, 1960; GUO; HWANG; FAUTIN, 1996; KARPLUS, 1981; VANDENSPIEGEL; EECKHAUT; JANGOUX, 1998), fato que torna tais estímulos alvo de pesquisas que buscam entender como estas relações se estabelecem e são mantidas

O grupo dos crustáceos é característico pela alta variabilidade em termos morfológicos, comportamentais e de ocupação de habitats dentro do ambiente marinho (DE BRUYN et al., 2009; PEIRÓ; BAEZA; MANTELATTO, 2013). Muitos representantes deste grupo podem ser encontrados no ambiente envolvidos em interações simbióticas com uma série de outros macro-invertebrados, tais como esponjas, corais, anêmonas do mar, moluscos, ouriços e ascídias (PFALLER et al., 2014; THIEL; BAEZA, 2001). Em relação a estas interações, a família Alpheidae (Infra-Ordem Caridea), especialmente o gênero *Alpheus*, se destaca por contar com várias espécies de hábito simbiote de outros invertebrados (ANKER; HURT; KNOWLTON, 2008; CASTRO, 1971; CRIALES, 1984; KNOWLTON; KELLER, 1985; PATTON, 1966). Além disso, muitas espécies deste gênero podem ser encontradas em associação com peixes da família Gobiidae em uma relação que pode variar de facultativa a obrigatória (KARPLUS, 1981, 1987, 1992). Dada esta grande variedade de Alpheidae que podem apresentar comportamento simbiote, pode-se concluir que espécies deste grupo podem ser utilizadas como modelos para testar hipóteses ecológicas que dizem respeito a diversos aspectos relacionados às interações simbióticas.

Alpheus estuariensis Christoffersen, 1984 (Figura 1) ocorre no oceano Atlântico Ocidental da Flórida até o Estado de Santa Catarina, Sul do Brasil (ALMEIDA; MANTELATTO, 2013) podendo ser encontrado em ambientes estuarinos na lama, em tocas ou sob rochas, entre a vegetação herbácea ou raízes de *Rizophora*, do entre-marés

até 22m de profundidade (ALMEIDA et al., 2012). Estudos recentes registraram a ocorrência de outro camarão Alpheidae, *Salmoneus carvachoi* Anker, 2007 (Figura 2), bem como de peixes Gobiidae (Gênero *Gobionellus*) em tocas de *A. estuariensis* (ALMEIDA et al., 2012; BÖHLKE; CHAPLIN, 1968; OLIVEIRA et al., 2015; RAMOS-PORTO; VIANA; LACERDA, 1994 [como *S. ortomanni*]; RANDALL; LOBEL; KENNEDY, 2005). Em campo foram feitas observações em que foi possível encontrar *S. carvachoi* compartilhando com *Gobionellus stomatus* Starks, 1913 (Figura 3) tocas construídas e ocupadas por *A. estuariensis* (HIROSE, observação pessoal), fato que sugere a possível associação entre estes organismos.

Nesta dissertação, utilizamos principalmente os Crustáceos para compreender alguns aspectos relacionados: 1) ao comportamento social de espécies que vivem em refúgios discretos e 2) ao estabelecimento de associações simbióticas de espécies associadas a estes refúgios. No primeiro capítulo, testamos a hipótese da Monopolização Econômica de Recursos bem como a hipótese de monogamia usando *A. estuariensis*, espécie que vive em tocas que representam refúgios discretos no ambiente, como modelo. No segundo capítulo, testamos a hipótese de que estímulos químicos e visuais são utilizados na formação da associação entre duas espécies de crustáceos (*S. carvachoi* e *A. estuariensis*) e entre uma espécie de peixe e outra de crustáceo (*G. stomatus* e *A. estuariensis*), todas encontradas compartilhando os refúgios de *A. estuariensis*.

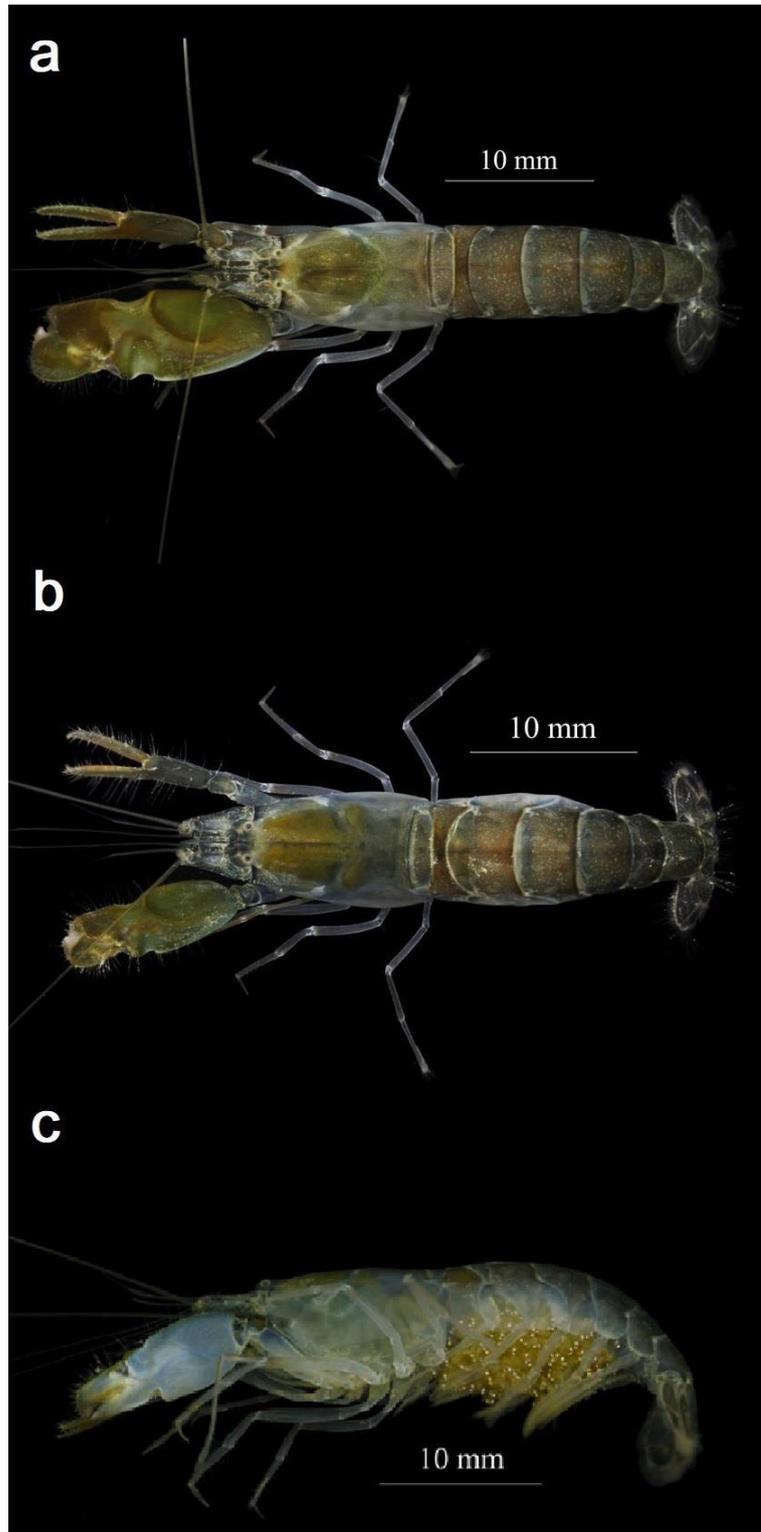


Figura 1: *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984: Macho (a), Fêmea (b) e Fêmea ovígera (c).

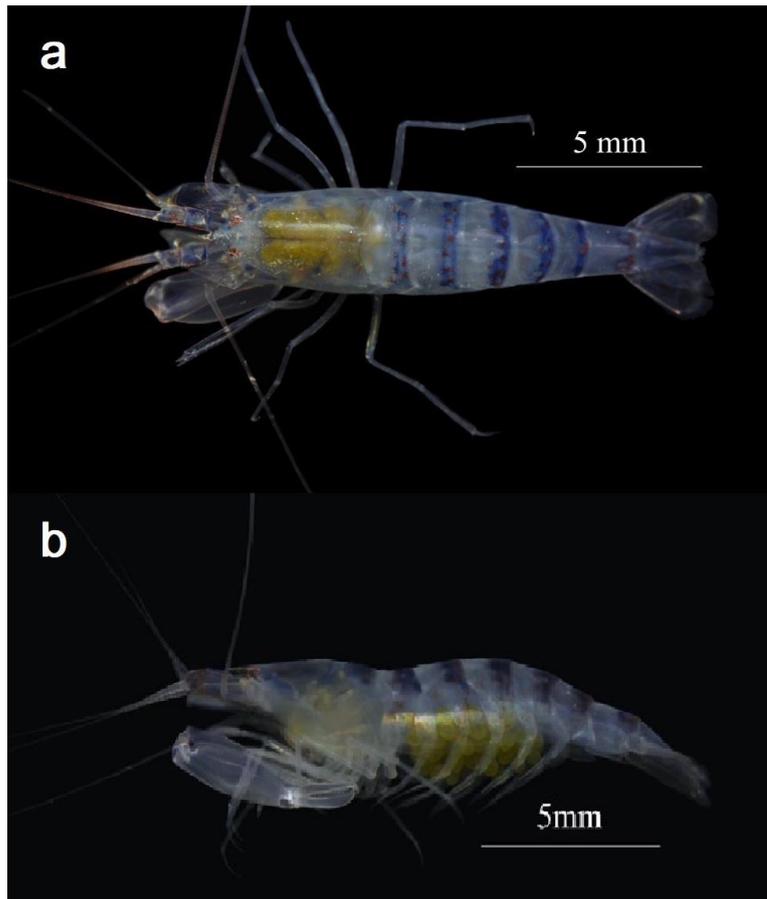


Figura 2: *Salmoneus carvachoi* Anker, 2007: Vista dorsal (a) e Vista lateral (indivíduo portando ovos) (b).



Figura 3: *Gobionellus stomatus* Starks, 1913. Fonte: www.gobiidae.tamucc.edu.

Bibliografia

ACHE, B. W.; DAVENPORT, D. The sensory basis of host recognition by symbiotic shrimps, genus *Betaeus*. **The Biological Bulletin**, v. 143, n. 1, p. 94–111, 1972.

ALMEIDA, A. O. et al. Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. **Zootaxa**, v. 3347, p. 1–35, 2012.

ALMEIDA, A. O.; MANTELATTO, F. L. Extension of the known southern distributions of three estuarine snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea, Alpheidae) in South America. **Crustaceana**, v. 86, n. 13–14, p. 1715–1722, 1 jan. 2013.

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

ANKER, A. et al. Macrofauna associated with Echiuran burrows: A review with new observations of the innkeeper worm, *Ochetostoma erythrogrammon* Leuckart and Ruppel, in Venezuela. **Zoological studies-taipei-**, v. 44, n. 2, p. 157, 2005.

ANKER, A.; HURT, C.; KNOWLTON, N. Revision of the *Alpheus cristulifrons* species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Atlantic. **Journal of the Marine Biological Association of the UK**, v. 88, n. 03, maio 2008.

ANKER, A.; VERA CARIBE, J. A.; LIRA, C. Description of a new species of commensal alpheid shrimp (Crustacea, Decapoda) from the southern Caribbean Sea. **Zoosystema-Paris-**, v. 28, n. 3, p. 683, 2006.

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

BAEZA, J. A. et al. Monogamy in a Hyper-Symbiotic Shrimp. **PLOS ONE**, v. 11, n. 3, p. 1–17, 2 mar. 2016a.

BAEZA, J. A. et al. Population distribution, host-switching, and chemical sensing in the symbiotic shrimp *Lysmata pederseni*: implications for its mating system in a changing reef seascape. **Coral Reefs**, v. 35, n. 4, p. 1213–1224, dez. 2016b.

BAEZA, J. A.; THIEL, M. The mating system of symbiotic crustaceans. A conceptual model based on optimality and ecological constraints. **Evolutionary Ecology of Social**

and Sexual Systems: Crustaceans As Model Organisms: Crustaceans As Model Organisms, p. 249, 2007.

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

BAUER, R. T.; ABDALLA, J. H. Male mating tactics in the shrimp *Palaemonetes pugio* (Decapoda, Caridea): precopulatory mate guarding vs. pure searching. **Ethology**, v. 107, n. 3, p. 185–199, 2001.

BELLWOOD, O. The occurrence, mechanics and significance of burying behaviour in crabs (Crustacea: Brachyura). **Journal of Natural History**, v. 36, n. 10, p. 1223–1238, jun. 2002.

BÖHLKE, J. E.; CHAPLIN, C. C. G. **Fishes of the Bahamas and Adjacent Tropical Waters**. University of Texas Press, 1968.

BROWN, J. L. The evolution of diversity in avian territorial systems. **The Wilson Bulletin**, p. 160–169, 1964.

CARR, W. E. S. The molecular nature of chemical stimuli in the aquatic environment. In: **The Sensory Biology of Aquatic Animals**. New York: Springer-Verlag, 1988. p. 3–27.

CASTRO, P. The Natantian Shrimps (Crustacea, Decapoda) Associated with Invertebrates in Hawaii. **Pacific Science**. v. 25, p. 395–403, 1971.

CRIALES, M. M. Shrimps associated with coelenterates, echinoderms, and molluscs in the Santa Marta region, Colombia. **Journal of crustacean biology**, v. 4, n. 2, p. 307–317, 1984.

DAVENPORT, D.; CAMOUGIS, G.; HICKOK, J. F. Analyses of the behaviour of commensals in host-factor. 1. A hesioned polychaete and a pinnotherid crab. **Animal Behaviour**, v. 8, n. 3–4, p. 209–218, 1960.

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, 26 jan. 2009.

DURIŠ, Z.; ANKER, A. *Athanas manticolus* sp. nov., a new stomatopod-associated alpheid shrimp from Vietnam (Crustacea, Decapoda). **Zootaxa**, v. 3784, n. 5, p. 550, 1 abr. 2014.

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

FOSTER, S. A. Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. **Animal Behaviour** v. 33, p. 782–792, 1985.

- FROGLIA, C.; ATKINSON, R. J. A. Association between *Athanas amazone* (Decapoda: Alpheidae) and *Squilla mantis* (Stomatopoda: Squillidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 18, n. 3, p. 529, ago. 1998.
- GUO, C.-C.; HWANG, J.-S.; FAUTIN, D. G. Host selection by shrimps symbiotic with sea anemones: a field survey and experimental laboratory analysis. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 202, n. 2, p. 165–176, 1996.
- HANSELL, M. H. The Ecological Impact of Animal Nests and Burrows. **Functional Ecology**, v. 7, n. 1, p. 5, 1993.
- HUBER, M. E. Aggressive behavior of *Trapezia intermedia* Miers and *T. digitalis* Latreille (Brachyura: Xanthidae). **Journal of Crustacean Biology** v. 7, p. 238–248, 1987.
- KARPLUS, I. Goby-shrimp partner specificity . II. The behavioural mechanisms regulating partner specificity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** v. 51, p. 21–35, 1981.
- KARPLUS, I. The association between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps. In: **Oceanography and Marine Biology: A anual review**, v. 25, p. 507–522.
- KARPLUS, I. Obligatory and facultative goby-shrimp partnerships in the western tropical Atlantic. **Symbiosis**, v. 12, p. 275–291, 1992.
- KNOWLTON, N.; KELLER, B. D. Two more sibling species of alpheid shrimps associated with the Caribbean sea anemones *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. **Bulletin of Marine Science**, v. 37, n. 3, p. 893–904, 1985.
- OLIVEIRA, M. V. et al. Observations on the life history of a rare shrimp, *Salmoneus carvachoi* (Crustacea: Caridea: Alpheidae), a possible simultaneous hermaphrodite. **Marine Biodiversity Records**, v. 8, p. e141, 2015.
- PATTON, W. K. Decapod Crustacea commensal with Queensland branching corals. **Crustaceana**, v. 10, n. 3, p. 271–295, 1966.
- PEIRÓ, D. F.; BAEZA, J. A.; MANTELATTO, F. L. Host-use pattern and sexual dimorphism reveals the mating system of the symbiotic pea crab *Austinixa aidae* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 93, n. 03, p. 715–723, 2013.
- 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, dez. 2014.
- RAMOS-PORTO, M.; VIANA, G. F. S.; LACERDA, P. R. Ocorrência de *Salmoneus ortmanni* (Rankin, 1898) no Nordeste brasileiro. **Revista Nordestina de Zoologia**, v. 1, p. 44–60, 1994.
- RANDALL, J. E.; LOBEL, P. S.; KENNEDY, C. W. Comparative Ecology of the Gobies *Nes longus* and *Ctenogobius saepepallens*, both Symbiotic with the Snapping

Shrimp *Alpheus floridanus*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 74, n. 2, p. 119–127, out. 2005.

SHUSTER, S. M.; WADE, M. J. **Mating systems and strategies**. 1. ed. Princeton: Princeton University Press, 2003.

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

VANDENSPIEGEL, D.; EECKHAUT, I.; JANGOUX, M. Host selection by *Synalpheus stimpsoni* (De Man), an ectosymbiotic shrimp of comatulid crinoids, inferred by a field survey and laboratory experiments. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 225, n. 2, p. 185–196, 1998.

Capítulo 1

Testando a hipótese da monopolização econômica de recursos e suas consequências para o sistema de acasalamento de *Alpheus estuariensis* (Decapoda, Caridea, Alpheidae)

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

Testando a hipótese da “monopolização econômica de recursos” e suas consequências para o sistema de acasalamento de *Alpheus estuariensis* (Decapoda, Caridea, Alpheidae)

Danillo Barroso ⁽¹⁾, Douglas Fernandes Rodrigues Alves ⁽¹⁾⁽²⁾ and Gustavo L. Hirose ⁽¹⁾⁽²⁾

⁽¹⁾Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe. Av. Marechal Rondon. s/n°. Rosa Elze. 49100-000. São Cristóvão SE; e-mail: danillo.bio2013@gmail.com; cell phone: +55 79 99911 8031.

⁽²⁾NEBECC: Núcleo de estudos em biologia, ecologia e cultivo de crustáceos, Universidade Estadual Paulista. Distrito de Rubião Júnior, s/n, CEP: 18618-970, Botucatu, SP, Brasil.

Resumo: A teoria sugere que, para espécies que vivem em refúgios discretos, a probabilidade de sucesso na monopolização de um recurso como um refúgio, por exemplo, bem como o sistema de acasalamento apresentado decresce com o aumento na abundância, complexidade e tamanho relativo deste recurso. O objetivo deste trabalho é testar a hipótese da monopolização econômica de recurso e a hipótese de monogamia utilizando o camarão *Alpheus estuariensis* como modelo. As amostragens foram realizadas em duas áreas localizadas no estuário do Rio Vasa-Barriz, Nordeste do Brasil, de Agosto a Novembro de 2016. A abundância média dos refúgios foi estimada por meio de 30 réplicas aleatórias utilizando uma estrutura quadrada de 1,44 m². Os camarões apresentaram uma distribuição aleatória em ambas as áreas ($p < 0,05$). Machos e fêmeas encontrados juntos apresentaram uma baixa relação entre seus tamanhos ($F = 4,48$; g.l. = 1; $p < 0,05$; $F = 6,48$, g.l. = 1, $p < 0,05$, para as A1 e A2 respectivamente), sendo os machos maiores que as fêmeas ($t = 2,25$; g.l. = 150, $p < 0,05$; $t = 2,14$; g.l. = 165, $p < 0,05$, A1 and A2, respectivamente). Além disso, o quelípodo dos machos cresce proporcionalmente mais que o das fêmeas. A grande abundância de refúgios disponível no ambiente somados aos resultados já mencionados vão de encontro às hipóteses de comportamento de guarda e de monogamia. Estes resultados, que vão de encontro com aqueles já verificados para algumas espécies de camarão da mesma família, gênero e até mesmo da mesma espécie, mostram que Alpheidae pode ser utilizada como modelo no estudo sobre como condições ambientais são capazes de modular o comportamento social de uma espécie.

Palavras-chave: Distribuição Populacional, camarão-estalo, refúgio, monopolização, comportamento de guarda.

Abstract: Theory suggests that, for species living in discrete refuges, the probability of success in monopolizing a resource as a refuge, for example, as well as the presented mating system decreases with increasing abundance, complexity and relative size of this resource. The objective of this paper is to test the resource economic monopolization hypothesis and the hypothesis of monogamy using shrimp *Alpheus estuariensis* as a model. Samplings were carried out in two areas located in the Vasa-Barriz River estuary, Northeast Brazil, from August to November 2016. The average abundance of refuges was estimated by means of 30 random replicates using a square structure of 1.44

m². The shrimp presented a random distribution in both areas ($p < 0.05$). Males and females found together showed a low relation between their sizes ($F = 4.48$, $gl = 1$, $p < 0.05$, $F = 6.48$, $gl = 1$, $p < 0.05$, for A1 and A2 respectively), with males being larger than females ($t = 2.25$, $gl = 150$, $p < 0.05$, $t = 2.14$, $gl = 165$, $p < 0.05$, A1 and A2, respectively). In addition, the cheliped of males grow proportionally higher than that of females. The great abundance of refuges available in the environment, added to the results already mentioned, go against the hypotheses of guarding behavior and monogamy. These results, which are in agreement with those already verified for some species of shrimp of the same family, genus and even of the same species, reinforce the idea that Alpheidae can be used as model in the study on how environmental conditions are able to modulate the social behavior of a species.

Keywords: Population distribution, snapping shrimp, refuge, monopolization, guarding behavior.

Introdução

A capacidade que um indivíduo tem de monopolizar um recurso é uma característica importante que influencia sua distribuição populacional e o poder de retenção deste recurso pode determinar seu sucesso reprodutivo dentro da população (Wilson, 1975; Emlen & Oring, 1977; Baeza & Thiel, 2007). Uma espécie faz uso de um comportamento territorial ou de guarda com a finalidade de monopolizar um abrigo, alimento e parceiros sexuais contra competidores pertencentes ou não à mesma espécie (Foster, 1985; Huber, 1987). Tal comportamento direcionado a qualquer recurso como o refúgio, por exemplo, é esperado sempre que a monopolização deste seja “econômica”, ou seja, sempre que os benefícios adquiridos neste comportamento excedam os custos inerentes ao mesmo (Brown, 1964; Emlen & Oring, 1977; Thiel et al., 2003). De acordo com Baeza & Thiel (2003), a probabilidade de sucesso na monopolização de um recurso como um hospedeiro (refúgio) decresce com o aumento em sua abundância, complexidade e tamanho relativo. Por exemplo, quando este recurso é muito abundante, o potencial de monopolização é baixo independente do tamanho e da complexidade deste, provavelmente devido ao alto custo energético requerido para o desenvolvimento desta atividade em detrimento de outras (Baeza & Thiel, 2003). Do ponto de vista teórico, um modelo proposto recentemente por Baeza & Thiel (2007) para crustáceos que vivem em simbiose ou em refúgios discretos sugere que características ecológicas do hospedeiro tais como abundância, distribuição, tamanho (em relação ao hóspede) e morfologia (complexidade estrutural) associados ao risco de predação fora destes, são importantes na determinação do padrão de utilização de seus refúgios (hospedeiros)

bem como em suas estratégias reprodutivas. Desta forma, as características mencionadas acima são consideradas como sendo responsáveis por controlar a frequência na qual os organismos podem transitar entre seus refúgios e, conseqüentemente, a capacidade de monopolizar o refúgio bem como a adoção de diferentes sistemas de acasalamento (por exemplo, monogamia, poligamia e várias formas de poliginia e poliginandria) (Pfaller et al., 2014).

O sistema de acasalamento, um dos aspectos que compõe o comportamento social de uma espécie, pode ser definido como a estratégia comportamental empregada com a finalidade de obter parceiros sexuais. Tal comportamento envolve o número de parceiros e a forma como eles são adquiridos, as características envolvidas em qualquer forma de pareamento e o padrão de cuidado parental por parte de cada sexo (Emlen & Oring, 1977). Os sistemas de acasalamento podem ser bastante diversificados, variando da monogamia à promiscuidade em diferentes grupos de vertebrados e invertebrados marinhos (Wilson & Pianka, 1963; Emlen & Oring, 1977; Arnold & Duvall, 1994; Bauer & Abdalla, 2001; Baeza & Thiel, 2007). Embora o conhecimento acerca da biologia reprodutiva e das estratégias de acasalamento tenha crescido consideravelmente (Parker, 1970; Bradbury & Vehrencamp, 1976; Wickler & Seibt, 1981; Grafen & Ridley, 1983; Shuster & Wade, 2003), o sistema de acasalamento de vários inveterados permanece desconhecido (Baeza et al., 2016b).

Os crustáceos constituem um grupo de artrópodes que apresentam uma ampla variabilidade em termos morfológicos, comportamentais, em habitats ocupados dentro do ambiente marinho (Bruyn et al., 2009; Peiró et al., 2013) bem como em sistemas de acasalamento (Christy, 1987; Jormalainen, 1998; Correa & Thiel, 2003). A diversidade de hábitos de vida bem como de habitats ocupados pelos crustáceos por si só sugere que este grupo pode fornecer “insights” na descoberta de novos sistemas sexuais e de acasalamento por meio da análise comparativa de seus aspectos ecológicos (Duffy & Thiel, 2007). Durante a última década, alguns trabalhos propuseram explicações para a variedade de padrões de uso de refúgio e de sistemas de acasalamento de organismos adaptados a viverem em habitats discretos (Baeza & Thiel, 2003; Thiel et al., 2003; Baeza & Thiel, 2007; Baeza, 2008; Baeza & Piantoni, 2010). Levando em consideração as premissas teóricas mencionadas acima, é esperado, por exemplo, que crustáceos simbioses sejam monogâmicos quando seus hospedeiros são relativamente raros no

ambiente, grandes o suficiente para abrigar poucos (por exemplo, dois) coespecíficos e quando o risco de predação fora destes é alto (Baeza & Thiel, 2007; Baeza, 2008). Além disso, espera-se encontrar baixo dimorfismo sexual (ou inexistente) em relação ao tamanho corporal e a estruturas utilizadas como armas (por exemplo, quelípodos utilizados em combates intra-sexuais) devido à baixa intensidade de seleção sexual sobre os machos (Shuster & Wade, 2003; Baeza & Thiel, 2007). Entretanto, embora o modelo tenha sido proposto para espécies simbiontes, este é baseado no uso de habitats descontínuos, portanto pode ser aplicado a outros organismos terrestres ou aquáticos que vive em refúgios discretos (Baeza & Thiel, 2007). Estudos concernentes ao sistema de acasalamento de crustáceos simbiontes têm confirmado os pressupostos teóricos deste modelo, embora mais estudos sejam necessários para testar as generalidades e a consistência destas premissas.

Dentre os Caridea, Infra-ordem com a maior diversidade de espécies de camarão (Coelho et al., 2006), Alpheidae forma um grupo com mais de 600 espécies conhecidas como camarão-estalo, encontrados em águas de regiões tropicais e subtropicais e, excetuando os Barchyura, são os Decapoda marinhos dominantes em número de indivíduos e de espécies em ambientes de fundo consolidado e inconsolidado (Anker et al., 2006). Além de serem encontrados em associação com diversos outros organismos (Castro, 1971; Criales, 1984; Silliman et al., 2003; Anker et al., 2008), uma característica particular de algumas espécies desta família é a formação de pares monogâmicos, os quais compartilham e mantêm o mesmo microhabitat por períodos maiores que seus ciclos reprodutivos (Mathews, 2002a, 2002b; Correa & Thiel, 2003). Camarões alfeídeos também podem ser territorialistas, com machos e fêmeas capazes de compartilhar e defender um território ou uma toca ocupada (Mathews, 2002b). O gênero *Alpheus* Fabricius, 1789 inclui 296 espécies (De Grave & Fransen, 2011; Anker, 2012; Anker & De Grave, 2012; Anker & Pachel, 2013) que podem ser encontrados da região intertidal a águas profundas, ocorrendo especialmente em ecossistemas costeiros tropicais como manguezais, estuários e recifes de coral (Chace, 1988; Anker et al., 2006).

Alpheus estuariensis Christoffersen, 1984 é comumente encontrado em ambientes estuarinos na lama, em tocas ou sob rochas, entre a vegetação herbácea ou raízes de *Rizophora*, da região intertidal até 22m de profundidade (Almeida et al., 2012)

e ocorre no Atlântico Ocidental, da Flórida ao Estado de Santa Catarina, Brasil (Almeida & Mantelatto, 2013). Levando em consideração o exposto acima, o presente trabalho tem dois objetivos utilizando o camarão *A. estuariensis* como modelo: 1) testar se os camarões monopolizam seus refúgios e 2) testar a hipótese de monogamia em duas populações do Nordeste brasileiro. É esperado que espécies que monopolizem seus refúgios apresentem uma distribuição uniforme bem como um suprimento limitado de refúgios que não sejam complexos de um ponto de vista estrutural. Além disso, se *A. estuariensis* é monogâmico, espera-se que (1) a sua distribuição populacional não seja aleatória, com camarões encontrados aos pares numa frequência maior que a esperada ao acaso, (2) a distribuição dos sexos dos camarões encontrados aos pares não seja aleatória sendo a frequência de pares heterossexuais maior que a esperada ao acaso, (3) machos estejam associados com fêmeas independente de seu estado reprodutivo, (4) haja relação entre o tamanho corporal dos machos e das fêmeas encontrados juntos e, por fim, (5) os camarões apresentem pouco ou nenhum dimorfismo sexual em relação ao tamanho corporal e a estruturas utilizadas como armas.

Material e Métodos

Amostragem

Os camarões foram coletados em duas áreas nomeadas A1 (11°05'47''S e 37°09'30''W) e A2 (11°07'32,08''S e 37°09'22,6''W), ambas localizadas em um dos principais sistemas estuarinos do Estado de Sergipe, o estuário do Rio Vaza-Barris, de Agosto a Novembro de 2016. A região é caracterizada por um regime térmico sazonal quase uniforme, no qual a pluviosidade constitui um dos principais elementos diferenciadores do clima, podendo dividir os meses do ano em uma estação chuvosa (de Abril à Agosto) e uma estação seca (de Setembro à Março) (Amâncio-Martinelli et al., 2013). Nesse ecossistema mixohalino ocorrem os manguezais em ambiente de planície de maré inferior ocupando área de 59,37 km² (Carvalho & Fontes, 2007). Levando em consideração que a abundância de um dado recurso influencia seu potencial de monopolização pelo organismo que o utiliza, a estimativa da abundância média dos refúgios foi determinada por meio da contagem das tocas pelo método do quadrado utilizando-se de uma estrutura quadrada de 1,20m de lado, totalizando 1,44m² de área. Em cada área, 30 réplicas foram tomadas nas quais o número de tocas presente dentro da área delimitada foi contabilizado. Além disso, em cada área, durante o período

diurno de maré de sizígia, 100 tocas aleatórias foram investigadas. A coleta foi feita manualmente utilizando-se um corer (tubo de PVC) de 230 mm de diâmetro e 400 mm de comprimento, o qual foi fincado no sedimento de maneira a isolar a toca amostrada das demais. Os camarões capturados foram acondicionados em sacos plásticos, transportados ao laboratório e as taxas de ocorrência e ocupação de refúgio contabilizadas.

No laboratório, a identificação de *A. estuariensis* foi feita de acordo com Soledade & Almeida (2013). Os machos foram identificados de acordo com a presença do apêndice masculino, localizado no segundo pleópodo e as fêmeas, de acordo com a ausência desta estrutura ou de acordo com a presença de ovos aderidos aos pleópodos e classificadas em duas categorias: ovígeras e não-ovígeras, em relação à presença ou ausência de ovos. Os ovos das fêmeas ovígeras foram classificados de acordo com o estágio de desenvolvimento dos embriões seguindo as seguintes características: estágio I (embriões contendo vitelo bem distribuído e ausência de olhos), estágio II (embriões contendo vitelo aglomerado e olhos visíveis, mas não bem desenvolvidos) e estágio III (embriões com olhos bem desenvolvidos e apêndices torácicos e abdominais livres) (Wehrtmann, 1990). Em ambos os sexos de *A. estuariensis*, a morfometria das seguintes estruturas corporais foi realizada com um paquímetro digital (0,01mm): Comprimento da carapaça (CC), que compreende a linha dorsal entre o topo do rostro e a margem posterior da carapaça, Comprimento do Próximo do Quelípodo (CPQ), que se refere ao comprimento do maior quelípodo, do topo do dedo fixo até a porção distal desta estrutura, e o comprimento do segundo segmento abdominal (comprimento máximo lateral da pleura) (CP).

Determinação do tamanho no Início da Maturidade Sexual (SOM)

Levando-se em consideração que apenas indivíduos adultos participam no processo de acasalamento em uma população, o valor da maturidade sexual morfológica foi determinado com a finalidade de excluir indivíduos jovens das análises utilizadas para determinar o sistema de acasalamento de *A. estuariensis*. As estruturas utilizadas para a determinação da SOM foram o Comprimento do Próximo do Quelípodo (CPQ) e a Largura da Pleura (LP) para machos e fêmeas, respectivamente. Uma vez determinadas estas estruturas, uma análise “K-means clustering” foi utilizada sobre a matriz de dados logaritimizados. Esta análise foi utilizada para separar grupos etários

(jovens e adultos) com a finalidade de minimizar a variância dentro dos grupos e maximizá-la entre os grupos. O resultado da classificação da análise K-means foi refinado utilizando uma análise discriminante (AD) para uma reclassificação dos grupos. Esta metodologia estatística foi baseada nos trabalhos de Sampedro et al. (1999) e Corgos & Freire (2006). Após a separação dos grupos etários, os indivíduos foram distribuídos em classes de tamanho de 0,5 mm e as proporções de jovens e adultos em cada classe foram calculadas. Os dados obtidos neste procedimento foram ajustados a uma equação logística ($y=a/(1+be^{-cx})$) permitindo que a SOM, ou seja, o tamanho no qual 50% (CC50%) dos espécimes exibiu relações morfométricas que caracterizam a condição adulta, fosse calculada.

Experimento de Escavação

Com a finalidade de investigar características acerca de quão complexos do ponto de vista estrutural são os refúgios de *A. estuariensis*, um experimento foi realizado. Neste, 30 camarões com tamanhos entre 6,67 e 8,54 mm de CC ($7,83 \text{ mm} \pm 0,53$), dos quais 16 eram machos e 14 eram fêmeas (7 ovígeras) foram colocados em recipientes plásticos (1,5 litros) contendo 1 Kg de sedimento e 0,5 litros de água provenientes do local de coleta. Por um período de 24h foi permitido que os camarões escavassem o sedimento e construíssem seus refúgios. Seguindo este período, o número de aberturas contidas no sedimento foi contabilizado e utilizado como uma estimativa da complexidade dos refúgios de *A. estuariensis*. Um teste Mann –Whitney ($\alpha=0,05$) foi utilizado para verificar se o número de aberturas produzidas variou entre os sexos dos camarões que escavaram.

Padrão de utilização de refúgio de A. estuariensis

Para verificar a presença ou a intensidade de monopolização do refúgio bem como testar a hipótese de monogamia, foi verificado o padrão de utilização dos refúgios por parte dos camarões, que inclui a descrição da sua distribuição populacional bem como o padrão de associação entre machos e fêmeas. Inicialmente, foi analisado se os camarões vivem solitariamente, formam agregações ou em pares dentro de seus refúgios. Para tanto, as frequências observadas de ocorrência de refúgios sem ou com diferentes números de camarões foram comparadas com as frequências esperadas de uma distribuição aleatória de Poisson (Elliot, 1983). Um teste Chi-quadrado foi utilizado para verificar diferenças significativas entre as distribuições observadas e

esperadas (Sokal & Rohlf, 2012). Uma vez que estas diferenças foram encontradas, frequências específicas entre ambas as distribuições foram comparadas por meio de uma subdivisão do teste Chi-quadrado utilizando uma correção sequencial de Bonferroni (Rice, 1989; Sokal & Rohlf, 2012). Quando encontrados em pares em um mesmo refúgio, foi determinado se os sexos estavam distribuídos aleatoriamente por meio da comparação da distribuição observada com uma distribuição binomial.

Tendo em vista ser esperado encontrar relação de tamanho entre machos e fêmeas monogâmicos (Baeza, 1999), uma análise de regressão linear foi utilizada para verificar se existe relação significativa entre o tamanho de machos e fêmeas encontrados em pares heterossexuais em um mesmo refúgio. Além disso, foi verificado se a presença de ovos e o estágio de desenvolvimento dos mesmos afetaram a frequência de presença de machos uma vez que é esperado que machos monogâmicos estejam associados a fêmeas independente de sua condição reprodutiva (Baeza et al., 2013). Um teste Chi-quadrado foi empregado para verificar diferenças significativas entre a frequência de ocorrência de machos e a presença de fêmeas ovígeras bem como entre a frequência de machos e a presença de fêmeas portando ovos em diferentes estágios de desenvolvimento (Sokal & Rohlf, 2012). Por fim, um teste binomial foi utilizado para verificar se existe diferença estatística na proporção esperada (1:1) entre os sexos em ambas as áreas.

Dimorfismo sexual em A. estuariensis

Para verificar a existência de diferenças significativas entre o tamanho corporal de machos e fêmeas de ambas as populações estudadas, o tamanho de ambos os sexos foi testado. Para tanto, foi utilizado um teste *t* de Student ($\alpha=0,05$). Além disso, foi analisado se o tamanho do quelípodo cresce linearmente em relação ao tamanho do corpo em machos e fêmeas de *A. estuariensis*. Estas estruturas funcionam como armas durante interações intra-sexuais ou são utilizadas para comunicação entre os sexos (Hartnoll, 1978). A relação entre o comprimento do própodo do quelípodo e o comprimento da carapaça dos camarões (CC) foi verificada por meio do modelo alométrico $y=ax^b$ (Hartnoll, 1978). A inclinação *b* da regressão linear representa a taxa incremento ($b>1$) ou decréscimo ($b<1$) do quelípodo com uma unidade de acréscimo no tamanho corporal dos camarões (Huxley, 1950). Para verificar se a relação se desvia da linearidade, o valor de *b* foi submetido a um teste *t*. Se o quelípodo cresce mais ou

menos em relação a uma unidade no tamanho corporal, o valor de b deve ser maior ou menor que 1, respectivamente (Hartnoll, 1978). Para testar a igualdade das inclinações e os interceptos das retas para cada variável morfométrica estudada entre os sexos foi aplicada uma análise de covariância (ANCOVA) (Zar, 2010).

Resultados

Determinação da Maturidade Sexual Morfológica (SOM)

Um total de 97 (45 machos, 51 fêmeas, das quais 33 eram ovígeras e 1 não identificado) e 168 (84 machos, 83 fêmeas, das quais 48 eram ovígeras) indivíduos foram amostrados nas A1 e A2 respectivamente. O tamanho dos indivíduos variou de 3 a 9,23 mm de CC ($6,52 \pm 1,50$) na A1 e de 3,40 a 10,23 mm ($7,01 \pm 1,56$) na A2. *Alpheus estuariensis* foi encontrado em 74 e 79% das tocas das A1 e A2 respectivamente. O número de tocas encontradas variou de 73 a 193 ($133,33 \pm 32,35$) e de 204 a 368 ($291 \pm 39,35$) nas A1 e A2, havendo diferença estatística entre as mesmas ($t = -16,99$; g.l. = 58; $p < 0,05$). A análise discriminante separou os camarões em jovens e adultos de acordo com as características morfométricas apresentadas por cada uma destas categorias para as estruturas analisadas (Figura 1). O tamanho estimado da maturidade sexual encontrado foi de 6,25 mm e 6,43 mm (A1 e A2 respectivamente) para machos e de 6,0 mm e 6,64 mm (A1 e A2 respectivamente) para fêmeas (Figura 2).

Experimento de Escavação

Após 24h, dos 30 camarões utilizados neste experimento, 16 construíram tocas (9 machos e 7 fêmeas, sendo 6 ovígeras). Destes, um construiu uma toca com 2 aberturas, três construíram tocas com 3 aberturas, nove construíram tocas com 4 aberturas e outros três construíram tocas com 5 aberturas. Os outros 14 camarões utilizados permaneceram na superfície do sedimento sem realizar nenhuma atividade escavatória. Não houve diferença estatística no número de aberturas produzidas por machos e fêmeas ($U = 31,00$; $p > 0,05$).

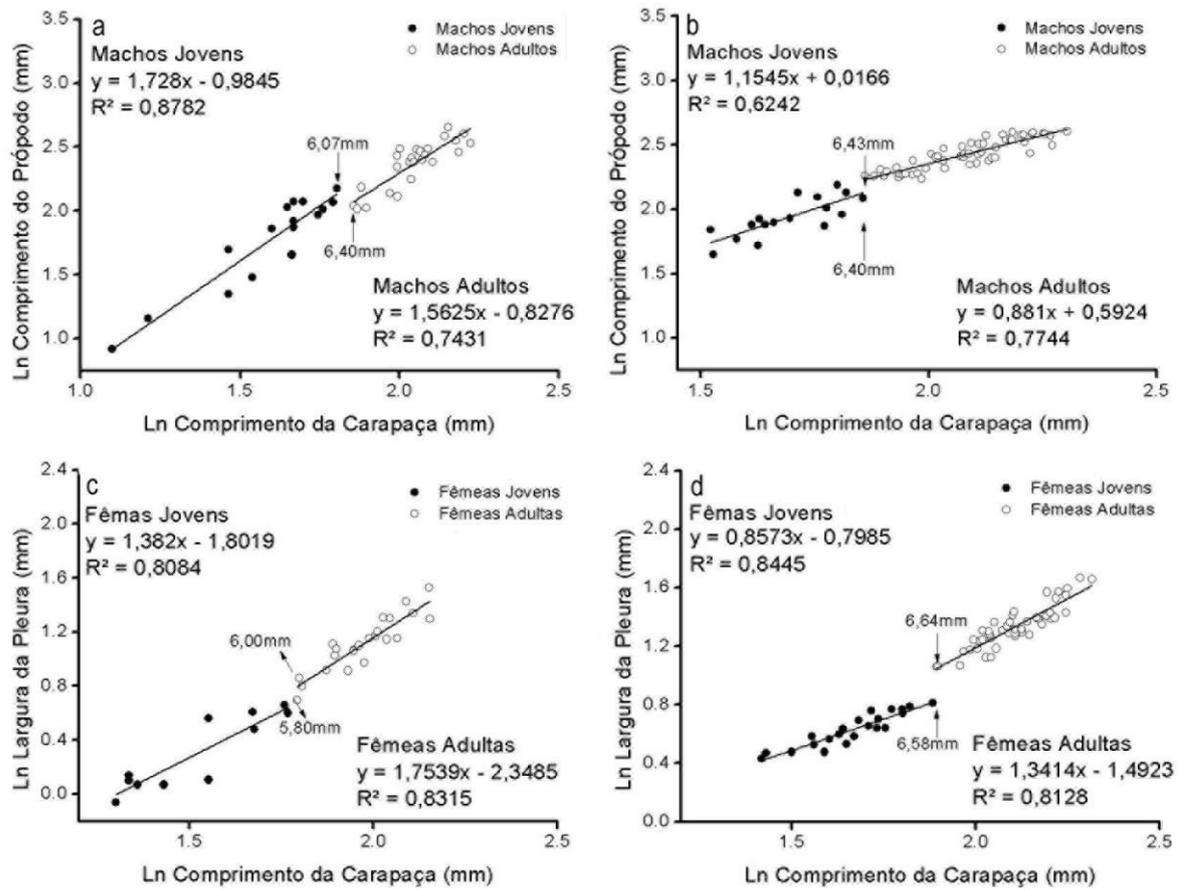


Figura 1: Relação Morfométrica entre o Comprimento da Carapaça e o Comprimento do Própedo do Quelípodo para machos jovens e adultos das A1 e A2 (a e b, respectivamente) e entre o Comprimento da Carapaça e a Largura da Pleura para fêmeas jovens e adultas das A1 e A2 (c e d) respectivamente.

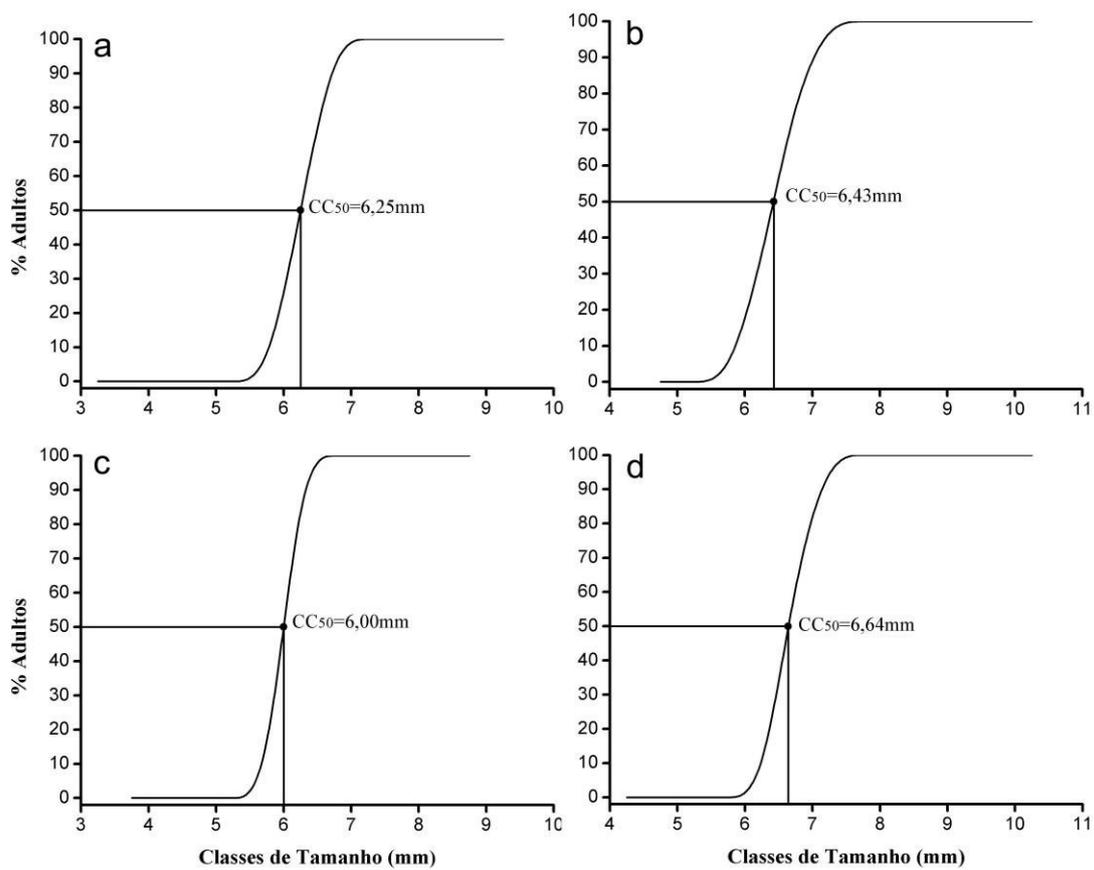


Figura 2: Valor estimado de Maturidade Sexual Morfológica para machos (a e b) e fêmeas (c e d) de *Alpheus estuariensis* nas áreas A1 e A2 respectivamente.

Padrão de Utilização de Refúgio de Alpheus estuariensis

O número de camarões encontrados por toca variou de 0 a 2 ($0,97 \pm 0,70$) e de 0 a 4 ($1,15 \pm 0,99$) nas A1 e A2 respectivamente. Levando em consideração apenas os indivíduos adultos, ou seja, aquelas com tamanhos iguais ou superiores ao valor estimado de maturidade sexual, 45 e 28% das tocas não continha nenhum camarão. Um total de 44 e 31% das tocas continha um único camarão (21 e 12 machos, 23 e 19 fêmeas, das quais 18 e 18 portavam ovos em diferentes estágios de desenvolvimento) nas A1 e A2 respectivamente. Um total de 11 e 29% das tocas continham dois camarões. Os pares de camarões encontrados eram formados por associações entre: machos e machos, fêmeas e fêmeas e machos e fêmeas (8 machos-machos [apenas na A2], 2 e 3 fêmea-fêmea e 9 e 18 macho-fêmea nas A1 e A2 respectivamente). Apenas na A2, um total de 10 e 2 tocas abrigavam 3 e 4 camarões, respectivamente. Destas dez

tocas, um trio era formado por 2 machos e 1 fêmea ovígera e outro formado por 3 machos. Três trios eram formados por 2 machos e 1 fêmea e outros três por 1 macho, 1 fêmea e 1 fêmea ovígera. Por fim, dois trios eram compostos de 1 macho e 2 fêmeas ovígeras. Das 2 tocas contendo 4 camarões, ambas eram formadas por 2 machos e 2 fêmeas ovígeras.

A distribuição populacional de *A. estuariensis* não apresentou um padrão aleatório na A1 ($\chi^2 = 4,45$; g.l. = 1; $p < 0,05$). Entretanto, após a correção sequencial de Bonferroni, na qual o valor de p foi ajustado, não foi verificada diferença estatística entre as frequências esperadas e observadas ($p > 0,01$) configurando uma distribuição aleatória. No que se refere à A2, a distribuição populacional também apresentou um padrão aleatório ($\chi^2 = 3,52$; g.l. = 2; $p > 0,05$). Em geral, a frequência de indivíduos presentes nas tocas foi semelhante ao esperado ao acaso (Figura 3). Levando-se em consideração a distribuição binomial, o número de tocas abrigando pares heterossexuais ao acaso deveria ser 5,31 e 12,51 para as A1 e A2. Portanto, o número de camarões encontrado formando pares heterossexuais foi maior que o esperado ao acaso em ambas as áreas ($p < 0,05$) (Figura 4).

Durante o período de estudo, foi verificada uma baixa relação, porém positiva entre o tamanho corporal (CC) de machos e fêmeas encontrados em pares ($F = 4,48$; g.l. = 1; $p < 0,05$; $F = 6,48$, g.l. = 1, $p < 0,05$, para as A1 e A2 respectivamente): apenas 14,85% e 19,95% da variação no CC das fêmeas foi explicado pelo CC dos machos ($r^2=0,1485$; $r^2=0,1995$) (Figura 5). Em relação às fêmeas encontradas em uma mesma toca com um macho, 100% ($n=9$) e 77,77% ($n=14$) eram ovígeras nas áreas A1 e A2. Destas, 7, 1 e 1 portavam ovos em estágio I, II e III respectivamente na A1 e 7, 3 e 4 em estágio I, II e III respectivamente na A2. Os machos associam-se preferencialmente com fêmeas em condição ovígera em ambas as áreas ($\chi^2 = 9,00$; g.l. = 1; $p < 0,05$; $\chi^2 = 7,11$; g.l.=1; $p < 0,05$, para as A1 e A2 respectivamente). A proporção de fêmeas com embriões em diferentes estágios de desenvolvimento apresentou diferença significativa na A1 ($\chi^2 = 8,00$; g.l. = 2; $p < 0,05$), porém a mesma diferença não foi encontrada na A2 ($\chi^2 = 1,85$; g.l. = 2; $p > 0,05$). Desta forma, os machos da A1 associam-se preferencialmente com fêmeas portando ovos em estágio de desenvolvimento I, enquanto que na A2, apesar de um maior número de machos ter sido observado em conjunto com fêmeas portando ovos em estágio de desenvolvimento I, aparentemente a

associação dos machos com as fêmeas independe do estágio de desenvolvimento dos ovos destas. A razão sexual não diferiu do esperado teórico (1:1) em ambas as áreas (Teste Binomial; $p > 0,05$).

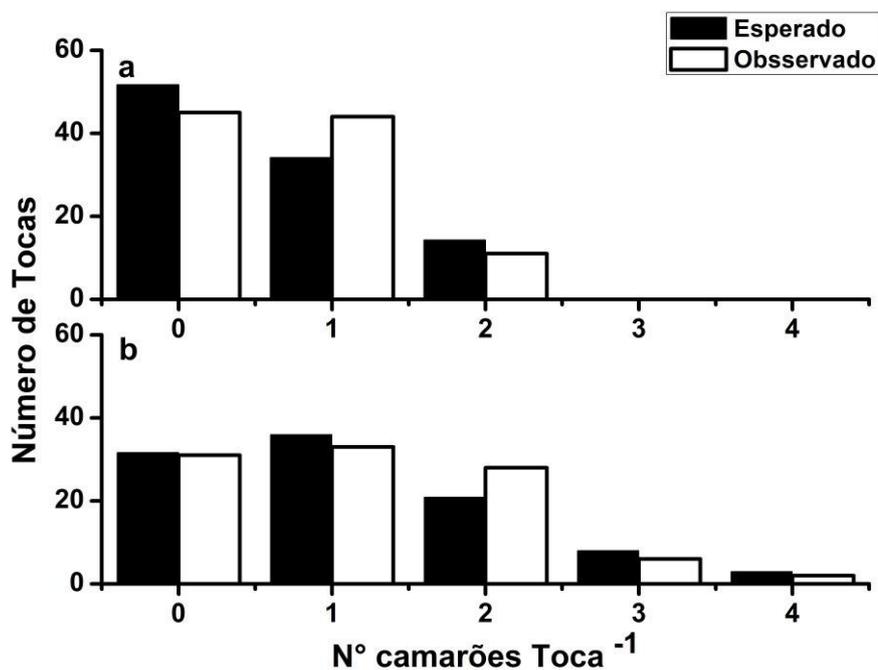


Figura 3: Distribuição Populacional de *Alpheus estuariensis* nas áreas de estudo 1 e 2 (a e b respectivamente). Não foi verificada diferença estatística entre as frequências observadas e esperadas e ambas as áreas.

Dimorfismo Sexual em Alpheus estuariensis

O comprimento médio da carapaça dos machos foi estatisticamente maior que o das fêmeas em ambas as áreas ($t = 2,25$; g.l. = 150, $p < 0,05$; $t = 2,14$; g.l. = 165, $p < 0,05$, A1 and A2, respectivamente) indicando dimorfismo sexual em relação ao tamanho corporal em *A. estuariensis* (machos > fêmeas).

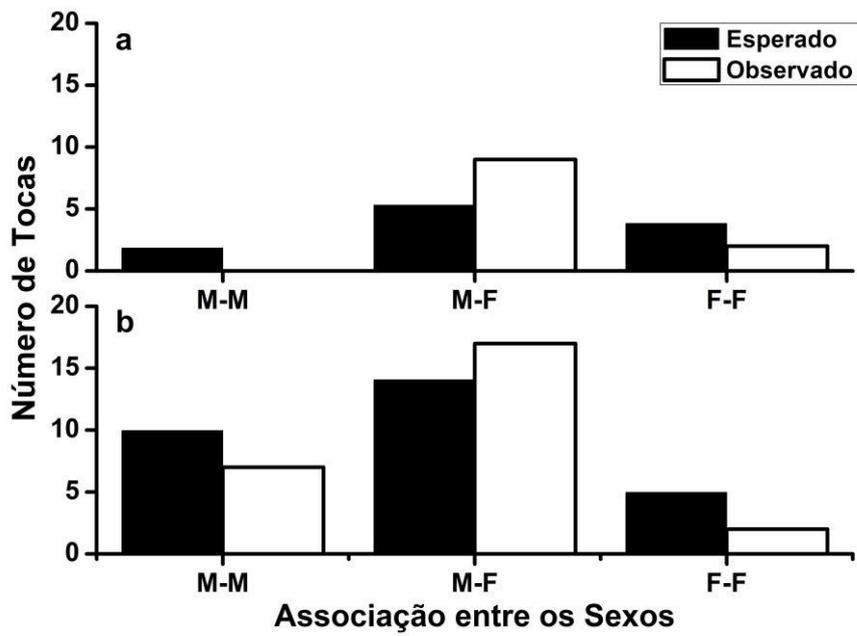


Figura 4: Padrão de associação entre machos e fêmeas de *Alpheus estuariensis* encontrados em pares heterossexuais nas A1 e A2 (a e b respectivamente).

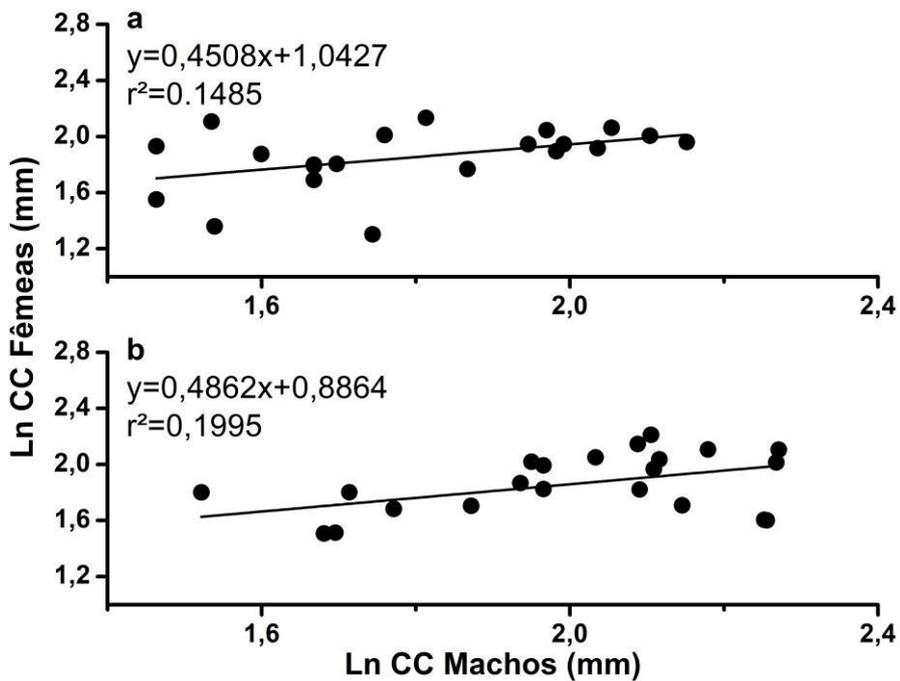


Figura 5: Relação entre o comprimento da carapaça de machos e fêmeas encontrados em pares heterossexuais de *Alpheus estuariensis* nas A1 e A2 (a e b respectivamente).

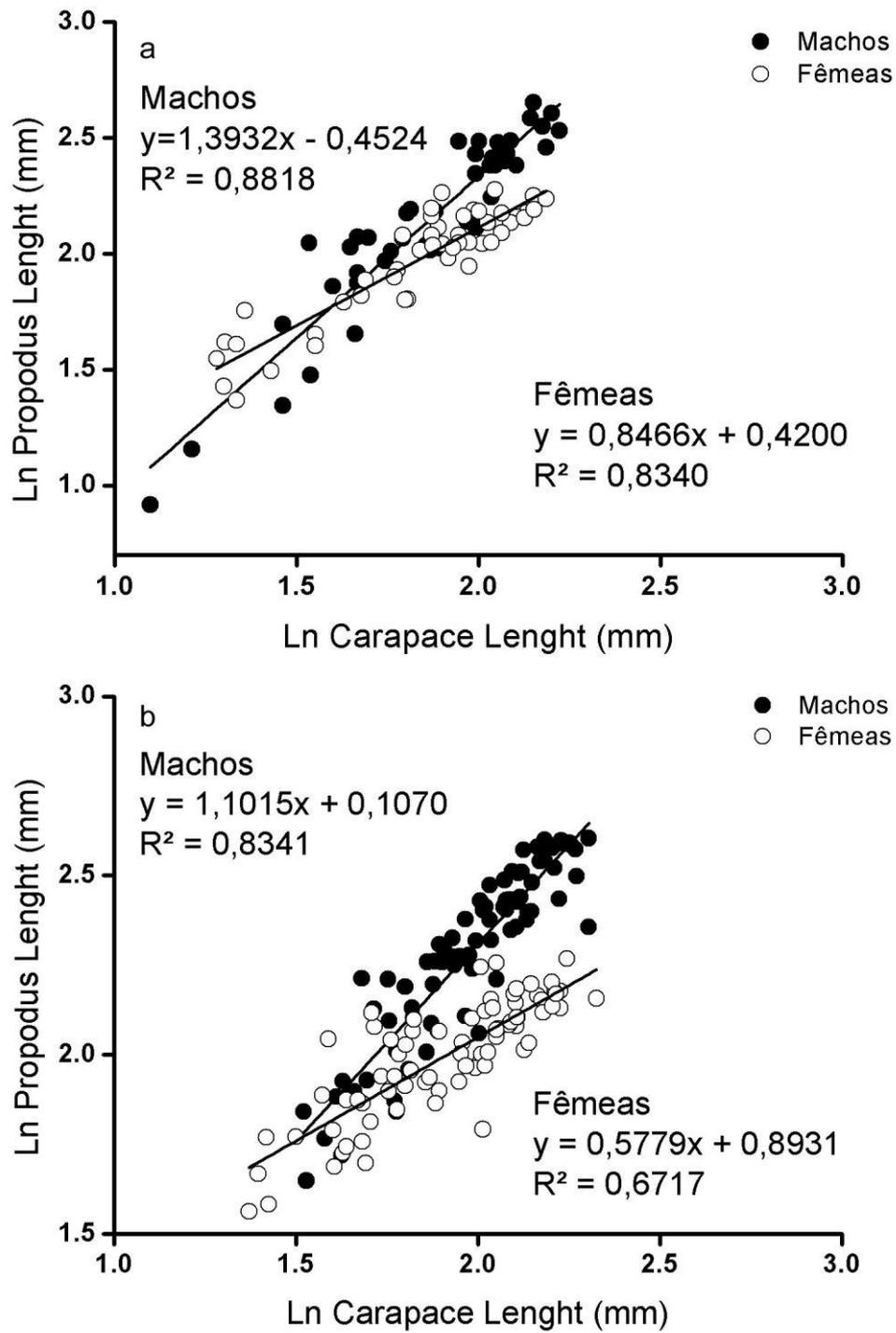


Figura 6: Crescimento relativo do comprimento do própodo do quelípodo (CPQ) em função do comprimento da carapaça (CC) em machos e fêmeas de *Alpheus estuariensis* nas áreas de estudo 1 e 2 (a e b).

Discussão

Os resultados do presente trabalho não suportam a hipótese de que *A. estuariensis* monopoliza seu refúgio. Em primeiro lugar, foi verificado um padrão de distribuição aleatória para esta espécie em ambas as áreas e estudo. Este resultado contrasta com o esperado teórico, no qual espécies que apresentam comportamento de monopolização deveriam apresentar um padrão de distribuição uniforme em detrimento de uma distribuição agregada ou aleatória (Baeza & Thiel, 2003). Além disso, a ampla disponibilização de refúgios disponíveis no ambiente não suporta a hipótese de comportamento de guarda. Uma das principais pressões seletivas responsáveis pelo desenvolvimento de um comportamento de guarda de recurso, incluindo a territorialidade, é a limitação deste no ambiente conforme já verificado para diferentes taxa de vertebrados e invertebrados (Wilson, 1975; Barash, 1982; Grant, 1993; Chapman & Kramer, 1996; Duffy et al., 2000). Nesse sentido, o refúgio utilizado por *A. estuariensis* não parece ser um recurso limitante no ambiente e, portanto, não é esperado verificar um comportamento de monopolização. Resultados semelhantes já foram encontrados para outras espécies de crustáceos como, por exemplo, *Liopetrolisthes mitra* (Baeza & Thiel, 2003).

Outra linha de evidência que sugere a inexistência de comportamento de guarda em *A. estuariensis* é a complexidade estrutural de seus refúgios que podem apresentar, de acordo com os resultados do experimento de escavação, até 5 aberturas. De acordo com Thiel & Baeza (2001), uma alta complexidade estrutural em hospedeiros que abrigam crustáceos simbiotes tornam ineficiente a supervisão (guarda) de todo o hospedeiro por parte do simbiote. Consequentemente, os simbiotes podem migrar livremente entre hospedeiros sem que haja nenhum impedimento por parte de seus coespecíficos. O mesmo princípio pode ser aplicado a *A. estuariensis* e seus refúgios. Outros estudos mostram que as tocas de outras espécies pertencentes ao gênero *Alpheus*, tais como, *A. heterochaelis*, *A. floridanus*, *A. migrans* dentre outros são muito complexas sendo formadas por túneis conectados em forma de U possuindo até 8 aberturas superficiais (Dworschak & Ott, 1993; Stieglitz et al., 2000; Dworschak & Pervesler, 2002). As características do refúgio restringem o desenvolvimento da guarda deste recurso devido ao dispendioso gasto energético em relação às atividades alternativas (Baeza & Thiel, 2003).

Implicações para o Sistema de acasalamento de Alpheus estuariensis

Os resultados disponíveis no presente trabalho vão de encontro à hipótese levantada de monogamia. Se *A. estuariensis* fosse uma espécie monogâmica, seria esperado que sua distribuição populacional não fosse aleatória, que pares de indivíduos coabitassem uma mesma toca com maior frequência que o esperado ao acaso e que dentre estes pares, o número de casais heterossexuais também fosse maior que o esperado ao acaso conforme já evidenciado em outros crustáceos que apresentam este tipo de sistema de acasalamento (Baeza, 2008; Baeza et al., 2011; Baeza et al., 2013; Baeza et al., 2016a). Embora o número de pares formado por casais heterossexuais tenha sido maior que o esperado, a distribuição das populações como um todo não diferiu de uma distribuição aleatória e o número de camarões habitando as tocas aos pares também não diferiu do esperado ao acaso. Resultados semelhantes já foram encontrados em outras espécies de crustáceos não monogâmicos (Baeza & Hernández, 2015; Baeza et al., 2015; Baeza et al., 2016b).

Além disso, se *A. estuariensis* fosse monogâmico, seria esperado encontrar machos associados a fêmeas independente de sua condição reprodutiva e, quando associados a fêmeas ovígeras, independente do estágio de desenvolvimento dos ovos destas (Baeza et al., 2013). Estas premissas já foram verificadas em outras espécies de crustáceos monogâmicos, tais como *Pinnixa transversalis* (Baeza, 1999), *Pontonia margarita* (Baeza, 2008) e *Planes major* (Pfaller et al., 2014). Os machos de *A. estuariensis* foram encontrados associados às fêmeas ovígeras em uma frequência maior que ao esperado ao acaso, evidência que contraria o esperado de uma espécie monogâmica. Em espécies poligâmicas ou promiscuas, também há a formação de pares heterossexuais antes da cópula. Porém, devido ao curto período desta associação, nas quais os machos abandonam as fêmeas logo após o acasalamento, estes são encontrados com fêmeas que estão próximas ao processo de muda e da desova de ovos não fertilizados, ou seja, com fêmeas portando ovos em estágio avançado de desenvolvimento ou sem ovos, mas com ovários amadurecidos (Diesel, 1988; Meeren, 1994). Embora os machos tenham sido encontrados preferencialmente com fêmeas ovígeras em estágio I na A1 (contrariando o esperado para a poligamia) e independente do estágio de desenvolvimento na A2 (suportando a ideia de monogamia), a presença de fêmeas ovígeras solitárias portando ovos em diferentes estágios de desenvolvimento reforça a ideia de que esta espécie apresenta um comportamento poligâmico.

As fêmeas de camarões carídeos não possuem a capacidade de armazenar esperma e, portanto, precisam ser inseminadas pelos machos logo após a muda para que os novos ovos sejam fertilizados (Bauer, 2004). Desta forma, a presença de fêmeas ovígeras solitárias nas tocas indica que os machos possivelmente transitam entre as mesmas em busca de fêmeas receptivas. Uma vez encontradas as fêmeas, o processo de acasalamento ocorre e os machos abandonam as fêmeas inseminadas. Este resultado vai de encontro ao que já foi registrado para outras espécies de carídeos monogâmicos em que fêmeas solitárias não portam ovos como, por exemplo, *Paranchistus pycnodontae* (Baeza et al., 2013) e está de acordo com o que já foi verificado para carídeos não monogâmicos como, por exemplo, *Odontonia katoi* (Baeza et al., 2015).

A relação de tamanho existente entre machos e fêmeas presentes numa mesma toca é outro fato que não suporta a hipótese de monogamia. De acordo com o modelo proposto, em espécies de crustáceos simbiontes e de vida livre monogâmicos há relação entre os tamanhos dos machos e das fêmeas encontrados juntos (Adams, 1985; Baeza, 1999; Mathews, 2002b). Este padrão pode ser explicado pela escolha de ambos os sexos por parceiros do sexo oposto de maiores tamanhos. A escolha de fêmeas maiores por parte dos machos seria vantajosa já que o tamanho das fêmeas é positivamente relacionado com a fecundidade das mesmas (Bauer, 2004). A escolha de maiores machos por parte das fêmeas pode ser explicada pela aquisição de benefícios indiretos ou diretos, tais como uma maior proteção contra predadores e potenciais competidores (Mathews, 2002b; Rahman et al., 2004). Além disso, a relação entre o tamanho de machos e fêmeas de crustáceos simbiontes pode ser explicada devido às restrições de crescimento impostas pelo hospedeiro ao qual estão associados (Adams, 1985; Baeza, 1999, 2008).

No caso de *A. estuariensis*, a restrição ao crescimento de machos e fêmeas associados seria imposta pelo tamanho da toca em que vivem. Embora tenha sido verificada uma relação significativa entre os machos e fêmeas de *A. estuariensis* associados, tal relação não sugere que o pareamento entre estes seja duradouro. Em outras espécies de crustáceos simbiontes monogâmicos, tais como *Pinnixa transversalis* e *Pontonia margarita*, o tamanho do corpo dos machos explica 77,65 e 63,8% da variação no corpo das fêmeas, respectivamente (Baeza, 1999, 2008). No presente trabalho, menos de 20% da variação no corpo dos machos explica a variação de

tamanho das fêmeas em ambas as áreas. Esta fraca relação verificada indica que os machos e/ou as fêmeas de *A. estuariensis* possui uma associação de curta duração com outro indivíduo habitando a mesma toca.

Em espécies de crustáceos simbiontes como também de vida livre nos quais os machos frequentemente transitam entre seus hospedeiros ou refúgios em busca de fêmeas é comum encontrar uma razão sexual desviada em direção às fêmeas (Nakashima, 1987; Baeza & Díaz-Valdés, 2011). Isso ocorreria devido à maior propensão dos machos de serem capturados por predadores durante à busca por fêmeas aptas a copularem, alterando as taxas de mortalidade deste sexo em específico e, conseqüentemente, a proporção dos sexos dentro da população conforme já observado em outros crustáceos que apresentam este comportamento (Baeza et al., 2015; Baeza & Hernáez, 2015). Entretanto, em espécies em que tanto machos como fêmeas se movimentam entre seus refúgios, é esperado, de acordo com o mencionado acima, uma razão sexual equilibrada. Observações de campo e laboratoriais sobre o caranguejo porcenalídeo *Liopetrolisthes mitra*, que habita ouriços abundantes, grandes e morfologicamente complexos, suportam esta ideia (Baeza & Thiel, 2000; Thiel et al., 2003). Portanto, os resultados do presente trabalho sugerem que tanto machos como fêmeas de *A. estuariensis* são capazes de transitar entre seus refúgios.

Os movimentos que crustáceos simbiontes realizam entre seus hospedeiros podem ser vistos por meio de uma perspectiva custo/benefício (Roughgarden, 1975). No caso de *A. estuariensis*, os movimentos entre tocas podem ser vistos sob o mesmo ponto de vista. Quando os custos envolvidos (tais como, a incerteza de se conseguir um novo refúgio ou o risco de predação) são maiores que os possíveis benefícios adquiridos, a movimentação entre refúgios será rara enquanto que, quando estes são menores que os benefícios adquiridos, os indivíduos podem se movimentar frequentemente (Thiel et al., 2003). Os custos associados à movimentação são baixos quando os hospedeiros (neste caso, as tocas) ocorrem em grandes agregações e, portanto, os organismos podem movimentar-se muito mais que aqueles vivendo em hospedeiros muito dispersos ou raros no ambiente (Srinivasan, 1999; Thiel et al., 2003). Desta forma, a grande abundância de refúgios disponíveis no ambiente pode explicar o fato de a razão sexual de *A. estuariensis* ser equilibrada apesar de a espécie em questão não apresentar evidencia de monogamia. Durante as coletas, foi possível observar por várias vezes

camarões migrando de uma abertura de toca para outra imediatamente próxima. Levando em consideração os pressupostos teóricos expostos acima, levantamos a hipótese de que a grande disponibilidade de refúgios disponíveis no ambiente permite que *A. estuariensis* migre frequentemente com baixos riscos associados a esta movimentação e, portanto, não sofra alterações na razão sexual da população.

Por fim, o padrão de dimorfismo sexual observado em *A. estuariensis* é outra linha de evidência que contraria a hipótese de monogamia. Em espécies monogâmicas, é esperado dimorfismo sexual reverso, no qual os machos apresentem tamanhos inferiores em relação às fêmeas, devido à baixa intensidade de competição intrasexual presente neste tipo de sistema de acasalamento (Thiel & Baeza 2001; Shuster & Wade, 2003). Este padrão, já foi verificado em outras espécies de camarões carídeos monogâmicos como, por exemplo, *Pontonia manningi* (Baeza et al., 2016a) e *P. margarita* (Baeza, 2008).

Além disso, o padrão de crescimento alométrico presente em *A. estuariensis* também contraria as premissas necessárias à monogamia. A teoria sugere que espécies monogâmicas apresentem baixo ou nenhum dimorfismo sexual em estruturas que funcionam como armas (Baeza & Thiel, 2007). Em contraste, o maior crescimento relativo da quela dos machos em relação às fêmeas, sugere que a seleção sexual pode ser um fator importante para *A. estuariensis*. Além disso, a presença de dimorfismo em relação a esta estrutura indica que tanto a competição intra-sexual como a seleção sexual são mais intensa entre os machos que entre as fêmeas da espécie em questão (Shuster & Wade, 2003). Os machos de camarões não monogâmicos investem mais recursos energéticos nesta estrutura para competir com outros machos por meio de interações agonistas em busca de fêmeas receptivas (Bauer, 2004; Baeza & Thiel, 2007) e este padrão já foi verificado para outros crustáceos (Bauer, 2004; Biagi & Mantelatto, 2006; Baeza & Thiel, 2007; Peiró et al., 2013; Baeza et al., 2015). Desta forma, se os machos de *A. estuariensis* trocam de tocas em busca de fêmeas, o tamanho da quela possivelmente determina o vencedor da interação agonística e o acesso à fêmea.

Conclusão

Os resultados do presente trabalho contrariam a hipótese de monopolização de recurso e de monogamia em *A. estuariensis*. O estabelecimento do comportamento de

guarda bem como de pares heterossexuais de longa duração não parece ser uma estratégia adaptativa dada às condições ambientais as quais a espécie se encontra nas áreas estudadas: Refúgios abundantes e complexos do ponto de vista estrutural onde o risco de predação torna-se baixo. A importância das características do refúgio como, por exemplo, abundância e distribuição, na determinação do comportamento social de organismos terrestres e marinhos já é bem estabelecida na literatura (Emlen & Oring 1977; Baeza & Thiel, 2007, 2003, Shuster & Wade, 2003). O comportamento de guarda bem como o sistema de acasalamento verificado para *A. estuariensis* vão de encontro ao de outras espécies pertencentes à mesma família, ao mesmo gênero (Mathews, 2002a, 2002b; Correa & Thiel, 2003) e inclusive à mesma espécie em outra localidade do Brasil (Costa-Souza et al., 2014). Este resultado reforça a ideia de que Alpheidae pode ser utilizada como um excelente modelo no estudo do efeito das condições ambientais na determinação do comportamento social de uma espécie.

Bibliografia

Adams, J., Edwards, A. J. and Emberton, H. (1985) Sexual size dimorphism and assortative mating in the obligate coral commensal *Trapezia ferruginea* Latreille (Decapoda, Xanthidae). *Crustaceana* 48, 188–194.

Almeida, A. O., Boehs, G., Araújo-Silva, C. L. and Bezerra, L. E. A. (2012) Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa* 3347, 1–35.

Almeida, A. O. and Mantelatto, F. L. (2013) Extension of the known southern distributions of three estuarine snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea, Alpheidae) in South America. *Crustaceana* 86, 1715–1722.

Amâncio-Martinelli, S., Santana, C. C. S., Guimarães, M. B. (2013) Influência da evolução costeira holocênica na ocupação por grupos sambaquieiros: resultados das prospecções arqueológicas nas regiões litorâneas dos estados de Sergipe e da Bahia no Nordeste do Brasil. *Diálogo Andino* 41, 149–157.

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

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

- Anker, A. and Pachelle, P. P. G.** (2013) Re-examination of the eastern Pacific and Atlantic material of *Alpheus malleator* Dana, 1852, with the description of *Alpheus wonkimi* sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). *Zootaxa* 3637,412.
- Anker, A., Hurt, C. and Knowtom, N.** (2008) Revision of the *Alpheus cristulifrons* species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical Eastern Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88, 543-562.
- Anker, A., Ahyong, S. T., Noël, P. Y. and Palmer, A. R.** (2006) Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. *Evolution* 60, 2507–2528.
- Arnold, S. J. and Duvall, D.** (1994) Animal mating systems: A synthesis based on selection theory. *The American Naturalist* 143, 317-348.
- Baeza, J. A.** (1999) 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* 34, 303–313.
- Baeza, J. A.** (2008) Social monogamy in the shrimp *Pontonia margarita*, a symbiont of *Pinctada mazatlanica*, off the Pacific coast of Panama. *Marine Biology* 153, 387–395.
- Baeza, J. A.** (2010) The symbiotic lifestyle and its evolutionary consequences: social monogamy and sex allocation in the hermaphroditic shrimp *Lysmata pedersenii*. *Naturwissenschaften* 97, 729–741.
- Baeza, J. A. and Thiel, M.** (2000) 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* 80, 639-645.
- Baeza, J. A. and Thiel, M.** (2003) Predicting territorial behavior in symbiotic crabs using host characteristics: a comparative study and proposal of a model. *Marine Biology* 142, 93–100.
- Baeza, J. A. and Thiel, M.** (2007) The mating system of symbiotic crustaceans. A conceptual model based on optimality and ecological constraints. In Duffy, E. and Thiel, M. (eds), *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms: Crustaceans as Model Organisms*, New York, 249.
- Baeza, J. A. and Piantoni, C.** (2010) Sexual system, sex ratio, and group living in the shrimp *Thor amboinensis* (De Man): relevance to resource-monopolization and sex-allocation theories. *The Biological Bulletin* 219, 151–165.
- Baeza, J. A. and Díaz-Valdés, M., 2011.** The symbiotic shrimp *Ascidonia flavomaculata* lives solitarily in the tunicate *Ascidia mentula*: implications for its mating system. *Invertebrate Biology* 130, 351–361.
- Baeza, J. A. and Hernáez, P.** (2015) Population distribution, sexual dimorphism, and reproductive parameters in the crab *Pinnixa valdiviensis* Rathbun, 1907 (Decapoda:

Pinnotheridae), a symbiont of the ghost shrimp *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) in the southeastern Pacific. *Journal of Crustacean Biology* 35, 68–75.

Baeza, J. A., Bolaños, J. A., Hernandez, J. E., Lira, C. and López, R. (2011) Monogamy does not last long in *Pontonia mexicana*, a symbiotic shrimp of the amber pen-shell *Pinna carnea* from the southeastern Caribbean Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 407, 41–47.

Baeza, J. A., Simpson, L., Ambrosio, L. J., Guéron, R. and Mora, N. (2016a) Monogamy in a Hyper-Symbiotic Shrimp. *Plos one* 11, 1–17.

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

Baeza, J. A., Hemphill, C. A. and Ritson-Williams, R. (2015) The sexual and mating system of the shrimp *Odontonia katoi* (Palaemonidae, Pontoninae), a symbiotic guest of the Ascidian *Polycarpa aurata* in the Coral Triangle. *Plos one* 10, 1-18.

Baeza, J. A., Ritson-Williams, R. and Fuentes, M. S. (2013) 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* 289,172–181.

Barash, D. (1982) *Sociobiology and Behaviour*. Elsevier, New York.

Bauer, R. T. (2004) *Remarkable shrimps: Adaptations and natural history of the Carideans*. Oklahoma University Press, Norman.

Bauer, R. T. and Abdalla, J. H. (2001) Male mating tactics in the shrimp *Palaemonetes pugio* (Decapoda, Caridea): precopulatory mate guarding vs. pure searching. *Ethology* 107,185–199.

Biagi, R. and Mantelatto, F. L. M. (2006) Relative growth and sexual maturity of the hermit crab *Paguristes erythrops* (Anomura, Diogenidae) from South Atlantic. *Hydrobiologia* 559, 247–254.

Bradbury, J. W. and Vehrencamp, S. L. (1976) Social organization and foraging in emballonurid bats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 337–381.

Brown, J. L. (1964) The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin* 76, 160–169.

Bruyn, C., Rigaud, T., David, B. and Ridder, C. D. (2009) Symbiosis between the pea crab *Dissodactylus primitivus* and its echinoid host *Meoma ventricosa*: potential consequences for the crab mating system. *Marine Ecology Progress Series* 375, 173–183.

Carvalho, M. E. S. and Fontes, A. L. (2007) A carcinicultura no espaço litorâneo Sergipano. *Revista da Fapese* 3, 87–112.

- Castro, P.** (1971) The natantian Shrimps (Crustacea, Decapoda) associated with invertebrates in Hawaii. *Pacific Science* 25, 395–403.
- Chace, F. A.** (1988) The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine expedition, 1907-1910, part 5: family Alpheidae. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Chapman, M. R. and Kramer, D. L.** (1996) Guarded resources: the effect of intruder number on the tactics and success of defenders and intruders. *Animal Behaviour* 52, 83–94.
- Christy, J. H.** (1987) Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science* 41, 177–191.
- Coelho, P. A., Almeida, A. O., Souza-Filho, J. F., Bezerra, L. E. A. and Giraldez, B. W.** (2006). Diversity and distribution of the marine and estuarine shrimps (Dendrobranchiata, Stenopodidea and Caridea) from North and Northeast Brazil. *Zootaxa* 1221, 41–62.
- Corgos, A. and Freire, J.** (2006). Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. *Journal of Marine Science* 63, 851–859.
- Correa, C. & Thiel, M.** (2003) Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. *Revista Chilena de Historia Natural* 76, 187–203.
- Costa-Souza, A. C., Rocha, S. S. Bezerra, L. E. A. and Almeida, A. O.** (2014). Breeding and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology* 34, 593–603.
- Criales, M. M.** (1984) Shrimps associated with coelenterates, echinoderms, and molluscs in the Santa Marta region, Colombia. *Journal of Crustacean Biology* 4, 307–317.
- De Grave and Fransen, C. H. J. M.** (2011) Carideorum catalogus: the recent species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen* 85, 195-589.
- Diesel, R.** (1988) Male-female association in the spider crab *Inachus phalangium*: The influence of female reproductive stage and size. *Journal of Crustacean Biology* 8, 63–69.
- Duffy, J. E., Morrison, C. L. and Ríos, R. (2000) Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution* 54, 503–516.
- Duffy, J. E. and Thiel, M.** (2007) Evolutionary ecology of social and sexual systems: Crustaceans as model organisms. Oxford University Press, Oxford.
- Dworschak, P. C. and OTT, J. A.** (1993) Decapod burrows in mangrove channel and back reef environments at the Atlantic barrier reef, Belize. *Ichnos* 2, 277–290.

- Dworschak, P. C. and Pervesler, P.** (2002) *Alpheus migrans* Lewinsohn & Holthuis, 1978 (Decapoda, Caridea, Alpheidae): Burrow morphology and first record from the Red Sea. *Crustaceana* 75, 351–357.
- Elliot, J. M.** (1983). Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. 2nd. Edn. Fresh Water Biological Association, Ambleside, Westmorland.
- Emlen, S. T. and Oring, L. W. (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197, 215–223.
- Foster, S. A.** (1985) Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. *Animal Behaviour* 33, 782–792.
- Grafen, A. and Ridley, M. A.** (1983) A model of mating guarding. *Journal of Theoretical Biology* 102, 549–567.
- Grant, J. W. A.** (1993) Whether or not to defend? The influence of resource distribution. *Marine Behaviour and Physiology* 23, 137–153.
- Hartnoll, R. G.** (1978) The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana* 34, 281–293.
- Huber, M. E.** (1987) Aggressive behavior of *Trapezia intermedia* Miers and *T. digitalis* Latreille (Brachyura: Xanthidae). *Journal of Crustacean Biology* 7, 238–248.
- Huxley, J. S.** (1950) Relative growth and form transformation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 137, 465–469.
- Jormalainen, V.** (1998) Precopulatory mate guarding in crustaceans: Male competitive strategy and intersexual conflict. *The Quarterly Review of Biology* 73, 275–304.
- Mathews, L. M.** (2002a) Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: male snapping shrimp prefer to associate with high-value females. *Behavioral Ecology* 14, 63–67.
- Mathews, L. M.** (2002b) Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Animal Behaviour* 63, 767–777.
- Meeren, G. I. V. D.** (1994) Sex- and size-dependent mating tactics in a natural population of shore crabs *Carcinus maenas*. *The Journal of Animal Ecology* 63, 307–314.
- Nakashima, Y.** (1987) Reproductive strategies in a partially protandrous shrimp, *Athanas kominatoensis* (Decapoda: Alpheidae): sex change as the best of a bad situation for subordinates. *Journal of Ethology* 5, 145–159.
- Parker, G. A.** (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews* 45, 525–567.
- Peiró, D. F., Baeza, J. A. and Mantelatto, F. L.** (2013) 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* 93, 715–723.

Pfaller, J. B., Alfaro-Shigueto, J., Giffoni, B., Ishihara, T., Mangel, J. C., Peckham, S. H., Bjoorndal, K. A. and Baeza, J. A. (2014) Social monogamy in the crab *Planes major*, a facultative symbiont of loggerhead sea turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 4611, 124–132.

Rahman, N., Dunham, D. W. and Govind, C. K. (2004) Mate choice in the big-clawed snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis* Say, 1818. *Crustaceana* 77, 95–111.

Rice, W. R. (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43, 223–225.

Roughgarden, J. (1975) Evolution of marine symbiosis: A simple cost-benefit model. *Ecology* 56, 1201–1208.

Sampedro, M. P., González-Gurriarán, E., Freire, J. and Muiño, R. (1999) Morphometry and sexual maturity in the spider crab *Maja squinado* (Decapoda: Majidae) in Galicia, Spain. *Journal of Crustacean Biology* 19, 578–592.

Shuster, S. M. and Wade, M. J. (2003) Mating systems and strategies. Princeton University Press, Princeton.

Silliman, B. R., Layman, C. A. and Altieri, A. H. (2003) Symbiosis between an alpheid shrimp and a xanthoid crab in salt marshes of mid-Atlantic states, USA. *Journal of Crustacean Biology* 23, 876–879.

Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. (2012) Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company, New York.

Soledade, G. O and Almeida, A. O. (2013) Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. *Nauplius* 21, 89–122.

Srinivasan, M., Jones, G. P. and Caley, M. J. (1999) Experimental evaluation of the roles of habitat selection and interspecific competition in determining patterns of host use by two anemonefishes. *Marine Ecology Progress Series* 186, 283–292.

Stieglitz, T., Ridd, P. and Müller, P. (2000) Passive irrigation and functional morphology of crustacean burrows in a tropical mangrove swamp. *Hydrobiologia* 421, 69–76.

Thiel, M. and BAEZA, J. A. (2001) Factors affecting the social behaviour of crustaceans living symbiotically with other marine invertebrates: a modelling approach. *Symbiosis* 30, 163–190.

Thiel, M., Zander, A. Valdivia, N., Baeza, J. A. and Rueffler, C. (2003) Host fidelity of a symbiotic porcellanid crab: the importance of host characteristics. *Journal of Zoology* 261, 353–362.

Thiel, M., Zander, A. and Baeza, J. A. (2003) Movements of the symbiotic crab *Liopetrolisthes mitra* between its host sea urchin *Tetrapygus niger*. *Bulletin of Marine Science* 72, 89–101.

Wehrtmann, I. S. (1990) Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmitti* in Pacific Costa Rica (Crustacea, Decapoda). *Revista de Biología Tropical* 38, 327–329.

Wickler, W. and Seibt, U. (1981) Monogamy in Crustacea and man. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 57, 215–234.

Wilson, E. O. (1975) *Sociobiology*. Harvard Press, Cambridge.

Wilson, M. F. and Pianka, E. R. (1963) Sexual selection, Sex ratio and mating system. *The American Naturalist* 97, 405–407.

Zar, J. H. (2010) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Capítulo 2

Mecanismos sensoriais envolvidos na associação entre *Salmoneus carvachoi* (Caridea, Alpheidae) e *Gobionellus stomatus* (Perciformes, Gobiidae) utilizando os refúgios de *Alpheus estuariensis* (Caridea, Alpheidae)

(Artigo escrito conforme as normas da revista Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, disponível em: <https://www.elsevier.com/journals/journal-of-experimental-marine-biology-and-ecology/0022-0981/guide-for-authors>)

Mecanismos sensoriais envolvidos na associação entre *Salmoneus carvachoi* (Caridea, Alpheidae) e *Gobionellus stomatus* (Perciformes, Gobiidae) utilizando os refúgios de *Alpheus estuariensis* (Caridea, Alpheidae)

Danillo Barroso⁽¹⁾, Douglas Fernandes R. Alves⁽¹⁾⁽²⁾ e Gustavo L. Hirose⁽¹⁾⁽²⁾

⁽¹⁾Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe. Av. Marechal Rondon. s/n°. Rosa Elze. 49100-000. São Cristóvão SE; e-mail: danillo.bio2013@gmail.com; cell phone: +55 79 99911 8031.

⁽²⁾NEBECC: Núcleo de estudos em biologia, ecologia e cultivo de crustáceos, Universidade Estadual Paulista. Distrito de Rubião Júnior, s/n, CEP: 18618-970, Botucatu, SP, Brasil.

Resumo: Observações de campo e trabalhos prévios sugerem a associação de *Salmoneus carvachoi* e *Gobionellus stomatus* com *Alpheus estuariensis*. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi testar se *S. carvachoi* é atraído quimicamente e visualmente por *A. estuariensis*. Além disso, conforme já verificado em associações entre gobídeos e alfeídeos em que os camarões são atraídos quimicamente aos peixes e estes visualmente aos camarões, também foi testada a hipótese de que *A. estuariensis* é atraído quimicamente por *G. stomatus* e este último é atraído visualmente por *A. estuariensis*. Para tanto, foram delineados dois experimentos, um de atração química e outro de atração visual. O primeiro tratamento de ambos funcionou como um grupo controle e no segundo tratamento os organismos foram testados quanto à atração química ou visual. Os experimentos de atração química contaram com 40 réplicas em cada tratamento enquanto que os experimentos de atração visual contaram com 30 réplicas em cada tratamento. Não houve atração significativa em nenhum dos experimentos de *A. estuariensis* para com *G. stomatus* e vice-versa. Entretanto, *S. carvachoi* mostrou-se atraído por *A. estuariensis* em ambos os experimentos. Levantamos a hipótese de que a utilização dos refúgios construídos e mantidos por *A. estuariensis* e, conseqüentemente os benefícios adquiridos nesta atividade é a principal causa da co-ocorrência de *S. carvachoi* e *G. stomatus* nas tocas deste camarão.

Palavras-chave: Atração química, Atração visual, Refúgio, Simbiose.

Abstract: Field observations and previous work suggest the association of *Salmonella carvachoi* and *Gobionellus stomatus* with *Alpheus estuariensis*. In this sense, the objective of this paper was to test if *S. carvachoi* is chemically and visually attracted by *A. estuariensis*. In addition, as already verified in associations between gobies and amphipods in which the shrimps are attracted chemically to the fish and these visually to the shrimps, the hypothesis was also tested that *A. estuariensis* is chemically attracted by *G. stomatus* and the latter is visually attracted by *A. estuariensis*. For that, two experiments were drawn, one of chemical attraction and another of visual attraction. The first treatment of both functioned as a control group and in the second treatment the organisms were tested for chemical or visual attraction. The chemical attraction experiments counted on 40 replicates in each treatment while the visual attraction experiments counted on 30 replicates in each treatment. There was no significant attraction in any of the *A. estuariensis* experiments with *G. stomatus* and vice versa. However, *S. carvachoi* was attracted to *A. estuariensis* in both experiments. We hypothesized that the use of the shelters constructed and maintained by *A. estuariensis* and consequently the benefits acquired in this activity is the main cause of the co-occurrence of *S. carvachoi* and *G. stomatus* in the burrows of this shrimp.

Keywords: Chemical attraction, Visual attraction, Refuge, Symbiosis.

Introdução

A adoção de um estilo de vida simbiote (simbiose aqui definida de acordo com De Bary (1865), citado por Vermeij (1983) como organismos diferentes vivendo juntos) é uma das mais importantes adaptações ambientais presentes em organismos marinhos (Ross, 1983; Vermeij, 1983). Vários casos de interações simbióticas já foram registrados no mar especialmente entre microorganismos e invertebrados como, por exemplo, moluscos, esponjas, briozoários e foraminíferos (Haygood et al., 1999; Pochon et al., 2001), sendo a associação entre tais microorganismos e corais construtores de recifes um dos mais bem exemplificados casos de simbiose (Stanley, 2006). Indivíduos de diferentes espécies podem associar-se por diversas razões. Por exemplo, em uma associação conhecida como “cleaning symbiosis” camarões associados a peixes beneficiam-se ao se alimentarem de ectoparasitas destes e os peixes também são favorecidos por terem estes ectoparasitas eliminados de seus corpos (Hou et al., 2013). Além disso, as espécies associadas a outras podem encontrar em seus hospedeiros locais adequados para o acasalamento bem como um refúgio ideal contra condições bióticas ou abióticas adversas tais como predação e dissecação (De Bruyn et al., 2009; Hayes, 2007; Henkel and Pawlik, 2005; Stebbins, 1989). Este tipo de

interação pode ser caracterizada em termos de custos e benefícios experimentados pelos organismos envolvidos, sendo a relação entre estes o principal indicador do tipo de interação (por exemplo, parasitismo, comensalismo ou mutualismo) (Meireles and Mantelatto, 2008). Levando-se em consideração que indivíduos pertencentes a grupos filogenéticos distintos (e muitas vezes distantes) são encontrados envolvidos neste tipo de associação, a identificação de quais processos comportamentais permite aos simbioses encontrar seus hospedeiros de maneira a estabelecer a relação torna-se um aspecto alvo de investigação.

Todos os processos da vida têm uma base química e todos os organismos vivos produzem e respondem, de suas respectivas maneiras, a sinais químicos (Eisner and Meinwald, 1995). Deste modo, as substâncias que formam estes sinais desempenham um papel muito importante nas interações de praticamente todos os seres vivos (Eisner and Meinwald, 1995; Hay, 1997; Vet, 1999). No ambiente marinho, estas substâncias químicas, conhecidas como metabólitos, podem ser produzidas pelo próprio organismo ou estar presentes em suas excretas como urina e fezes (Atema, 1995). Estes, por sua vez, podem atuar como sinais químicos e, conseqüentemente, desempenhar um papel crítico em processos como a procura e o acesso a pares sexuais, o comportamento de corte e a seleção do habitat (incluindo um hospedeiro) bem como a aquisição de recursos alimentares (Hay, 2009; Zimmer and Butman, 2000). A percepção de tais sinais também exerce um importante papel não só estabelecimento, mas também na manutenção das interações simbióticas em sistemas marinhos (Davenport, 1955; De Bruyn et al., 2011). Estudos atestam que sinais químicos emitidos pelos hóspedes são fundamentais nos processos de identificação, especificidade e fidelidade por parte dos simbioses (Brooks, 1991; Brooks and Rittschof, 1995; De Bruyn et al., 2011; Reeves and Brooks, 2001; Thiel et al., 2003). Entretanto, embora a mediação química desempenhe grande importância nas relações simbióticas, a dinâmica do fluxo de água dos ambientes aquáticos pode interferir no processo de percepção, favorecendo-o ou não (Breithaupt and Thiel, 2011), tornando outros tipos de estímulos sensoriais, tais como a visão e/ou o tato, importantes no estabelecimento de algumas destas relações. A discriminação dos hospedeiros por meio de via visual, por exemplo, associada ou não à atração química, já foi verificada em organismos simbioses (Ache and Davenport, 1972; Guo et al., 1996; Karplus, 1981; Vandenspiegel et al., 1998).

Muitos representantes dos crustáceos como, por exemplo, camarões, caranguejos, isópodes e anfípodos apresentam certo grau de dependência por meio de interações simbióticas com outros macro-invertebrados (Thiel and Baeza, 2001) e até mesmo com vertebrados (Karplus, 1981; Pfaller et al., 2014) utilizando substâncias químicas provenientes de seus hospedeiros para encontrá-los. Por exemplo, *Dissodactylus melitae* Rathbun, 1900 consegue identificar seu hospedeiro, *Mellita quinquiesperforata* Leske, 1778 em relação a outras seis espécies de equinodermos (Gray et al., 1968), *Lysmata pedersenii* Rhyne & Lin, 2006 é capaz de identificar por mediação química seu hospedeiro, a esponja *Callyspongia vaginallis* Lamarck, 1814 (Baeza et al., 2016) e o porcelanídeo *Porcellana sayana* Leach, 1820 também é capaz de reconhecer a anêmona *Calliactis tricolor* Le Sueur, 1817 (Brooks and Rittschof, 1995). Assim, estes organismos podem ser utilizados como excelentes modelos na análise de como estímulos externos controlam um comportamento adaptativo (Ache and Davenport, 1972).

Dentre os Caridea, a família Alpheidae se destaca não somente por compor um dos grupos mais ricos em espécies de camarões (Anker et al., 2006) como também pelo fato de muitas espécies desta família, especialmente aquelas pertencentes ao gênero *Alpheus*, estarem envolvidas em associações simbióticas com vários outros organismos tais como corais (Castro, 1971; Patton, 1966), anêmonas (Knowlton and Keller, 1985), vermes Echiura (Anker et al., 2007a), poliquetos (Anker et al., 2007b), briozoários (Anker et al., 2008) e equinodermos (Criales, 1984). Até mesmo associações com outros crustáceos pertencentes ao mesmo gênero já foram registradas (Boltana and Thiel, 2001; Schembri and Jaccarini, 1978; Silliman et al., 2003). Além disso, mais de 120 espécies de peixes pertencentes a mais de 20 gêneros da Família Gobiidae vivem em associação que podem variar de facultativa a obrigatória com camarões Alpheidae (Karplus and Thompson, 2011). Neste tipo de associação, o peixe utiliza estímulos visuais para encontrar o camarão, se beneficia por utilizar a toca deste como refúgio e retribuem atuando como sentinelas que alertam os camarões contra perigos potenciais por meio de comportamentos específicos. O camarão que é praticamente cego, por sua vez, utiliza estímulos químicos para encontrar e estabelecer a relação com os peixes no ambiente (Karplus et al., 1981; Karplus et al., 1972; Karplus and Thompson, 2011).

Alpheus estuariensis Christoffersen, 1984 é comumente encontrado em ambientes estuarinos na lama, em tocas ou sob rochas, entre a vegetação herbácea ou raízes de *Rizophora*, da região intertidal até 22m de profundidade (Almeida et al., 2012) e ocorre no Atlântico Ocidental da Flórida até o Estado de Santa Catarina, Sul do Brasil (Almeida and Mantelatto, 2013). Estudos recentes sugerem a possível associação ente esta espécie e outro camarão Alpheidae, *Salmoneus carvachoi* Anker, 2007 devido à presença destes nas tocas de *A. estuariensis* (Almeida et al., 2012; Oliveira et al., 2015; Ramos-Porto et al., 1994 [como *S. ortomanni*]). Além disso, outros estudos verificaram a presença de peixes Gobídeos do gênero *Gobionellus* também associadas às tocas de camarões do gênero *Alpheus* (Böhlke and Chaplin, 1968; Randall et al., 2005), fato também verificado por meio de observações de campo entre *Gobionellus stomatus* Starks, 1913 e *A. estuariensis* (Hirose, observação pessoal). Levando em consideração o acima exposto, o objetivo deste trabalho foi verificar se estímulos químicos e visuais são utilizados no estabelecimento da relação das espécies já citadas. Para tanto, as seguintes hipóteses foram testadas: 1) *S. carvachoi* é atraído a *A. estuariensis* por meio de estímulos químicos e visuais, 2) *A. estuariensis* é atraído quimicamente a *G. stomatus* e por fim 3) *G. stomatus* é atraído visualmente a *A. estuariensis*.

Material e Métodos

Área de Estudo e Amostragem

Alpheus estuariensis, *Salmoneus carvachoi* e *Gobionellus stomatus* foram coletados na região estuarina do Rio Vaza-Barris, Sergipe, Brasil (11°07'32,08''S e 37°09'22,6''W) (Figura 1) durante períodos diurnos de maré de Sizígia nos meses de Junho, Julho, Agosto e Setembro de 2017. Os camarões e os peixes amostrados foram armazenados em recipientes plásticos contendo aproximadamente 2000 ml de água do local de coleta e imediatamente transportados ao laboratório após a coleta dentro de um recipiente com isolamento térmico. No laboratório, cada espécie foi mantida separadamente em aquários contendo água do mar com temperatura (26°C), salinidade (35) e fotoperíodo controlados (12h:12h, luz e escuro respectivamente, seguindo o ritmo do ambiente natural) semelhantes ao ambiente em que os animais foram coletados. Todos os experimentos foram realizados no máximo 72 horas após o período de aclimação (24 horas).

Experimentos de atração química

Para os testes de atração química, foi utilizado um aparato experimental constituído de PVC, formado por três compartimentos: uma câmara central (2,3 litros) dentro da qual os organismos testados foram inseridos no início de cada réplica e duas câmaras laterais (1,5 litros) conectadas à câmara central que recebem a água proveniente de cada tratamento experimental (Figura 2). O excesso de água proveniente do influxo das câmaras laterais foi drenado por meio de uma mangueira conectada ao fundo da câmara central. O fluxo proveniente das câmaras laterais foi padronizado em 150ml/min. Em nenhuma das réplicas realizadas os indivíduos em teste tiveram em seu campo de visão indivíduos os quais pretendeu-se verificar o possível reconhecimento químico para evitar um possível reconhecimento visual.



Figura 1: Principais sistemas estuarinos do estado de Sergipe indicando a área de coleta dos animais utilizados nos experimentos.

Para ambos os experimentos de atração química, contamos com dois tratamentos. O primeiro deles funciona como controle e teve como finalidade testar a

funcionalidade do aparato experimental utilizado. Neste tratamento, o conteúdo de ambas as câmaras laterais foi água do mar. A água utilizada neste tratamento foi preparada em laboratório por meio do processo de osmose reversa seguido do acréscimo de sal marinho (Instant Ocean[®]) com a finalidade de manter o sistema isolado de outras substâncias químicas. Neste primeiro tratamento foram utilizados 40 *A. estuariensis* (9,27mm±0,68) dos quais 21 eram machos e 19 fêmeas e 40 *S. carvachoi* (3,67mm±0,48) dos quais 4 possuíam ovos aderidos ao abdômen. Não foi possível determinar o sexo de cada camarão devido ao fato de todos os indivíduos, incluindo aqueles com ovos, apresentarem o apêndice masculino no segundo par de pleópodos, fato que sugere que *S. carvachoi* é um hermafrodita simultâneo (Oliveira et al., 2015).

O segundo tratamento teve por objetivo verificar a possível atração química de *A. estuariensis* por *G. stomatus* e de *S. carvachoi* por *A. estuariensis* respectivamente. Desta forma, o conteúdo de uma das câmaras laterais neste tratamento foi água do mar preparada e de outra, água marcada com a presença de *G. stomatus* e de *A. estuariensis* respectivamente. Esta água é dita marcada, pois abrigou por pelo menos 24h antes do início do experimento 22 indivíduos de *G. stomatus* (25,79 mm ± 10,06) e 25 de *A. estuariensis* (8,65mm ± 0,98), em meio à água preparada para reforçar o sinal químico. Um total de 40 *A. estuariensis* (7,8mm ± 0,54) foram utilizados dos quais 26 eram machos e 14 fêmeas e 40 *S. carvachoi* (3,71 mm ± 0,42) dos quais 3 possuíam ovos aderidos ao abdômen.

No início de cada experimento, foi permitido aos camarões testados escolher uma das câmaras laterais, sendo o tempo decorrido na escolha de cada um contabilizado. Uma réplica foi considerada inválida, caso 10 minutos se pasassem e não fosse realizada uma escolha por parte do camarão testado. A cada 10 réplicas realizadas, o aparato experimental foi lavado com água doce e o conteúdo de suas câmaras laterais foi invertido. Um teste binomial ($\alpha=0,05$) foi utilizado para a análise dos resultados deste experimento.

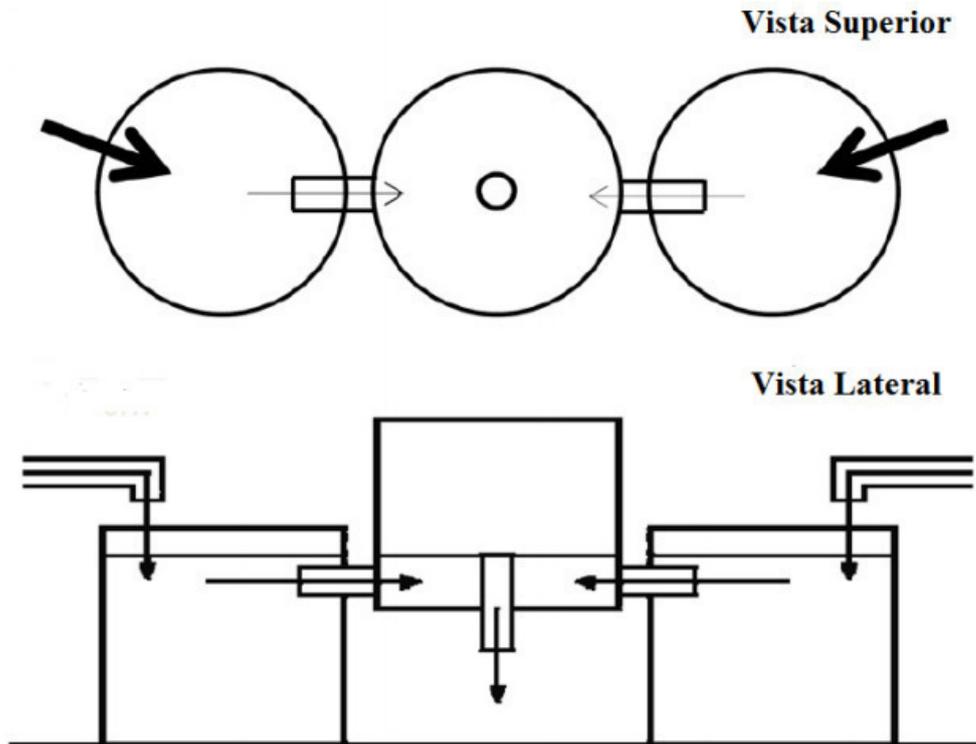


Figura 2: Aparato experimental utilizado no experimento de atração química (modificado de Ambrosio & Baeza, 2016).

Experimentos de atração visual

Para os testes de atração visual, foram utilizados aquários (25 x 10 x 10 cm) divididos em três compartimentos (A, B [2,5 x 10 cm] e C [20 x 10 cm]) por duas placas transparentes à prova d'água (D) (Figura 3). No assoalho do aquário, uma linha foi inserida com a finalidade de dividir o compartimento em duas partes de igual medida. Os aquários foram revestidos com material escuro em todos os lados para evitar interferências externas. Dois tratamentos foram realizados neste experimento, sendo o primeiro deles funcionando como um grupo controle, no qual ambos os compartimentos laterais A e B estavam vazios. Neste primeiro tratamento, um total de 30 *G. stomatus* (20,57 mm ± 6,54) e 30 *S. carvachoi* (3,37 mm ± 0,42) foram utilizados para testar a funcionalidade do aparato experimental. No segundo tratamento, um dos compartimentos laterais (A ou B) abrigou um indivíduo de *A. estuariensis* com a finalidade de testar se *G. stomatus* e *S. carvachoi* são atraídos visualmente por estes camarões. *Alpheus estuariensis* foi colocado nos compartimentos laterais dos aquários

de forma alternada de modo que, ao final de 30 repetições, tanto o lado A quanto o lado B abrigou este camarão por 15 réplicas. Para verificar se *G. stomatus* é atraído visualmente a *A. estuariensis* foram utilizados 30 *G.stomatus* ($20,94 \text{ mm} \pm 7,04$) e 10 *A. estuariensis* ($9,06\text{mm} \pm 0,78$). Outros 10 *A. estuariensis* ($9,91 \text{ mm} \pm 0,25$) e 30 *S. carvachoi* ($3,40 \text{ mm} \pm 0,37$) foram utilizados para verificar se *S. carvachoi* é atraído visualmente a *A. estuariensis*.

No início de cada réplica, os indivíduos testados foram introduzidos nos aquários dentro de um tubo de PVC, (37,5 mm de diâmetro) no centro do maior compartimento (C). Passados 5 minutos de aclimatação, o tubo de PVC foi retirado e a posição do indivíduo testado foi verificada após 20 minutos, 12 e 24 horas após o início do experimento. Foram realizadas 30 réplicas com camarões e peixes diferentes cada. Os dados foram analisados por meio de um teste binomial ($\alpha=0,05$).

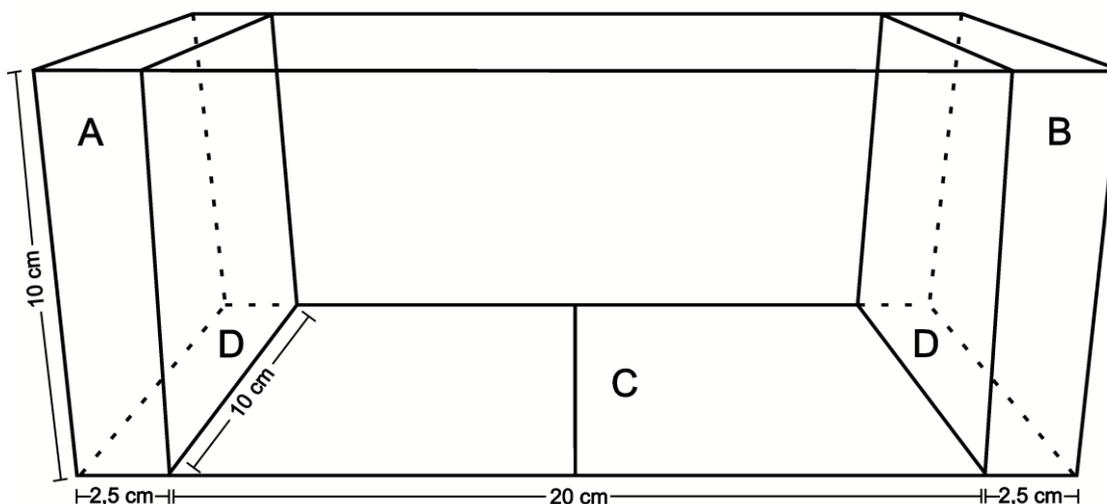


Figura 3: Aquário utilizado como aparato experimental para os testes de atração visual.

Resultados

Experimentos de atração química

No primeiro tratamento, 21 *A.estuariensis* escolheram o lado direito do aparato experimental e outros 19 escolheram o lado esquerdo, sendo o tempo médio de escolha de uma das câmeras laterais 123,17 segundos ($\pm 109,6$). Um indivíduo não escolheu

nenhum dos lados, permanecendo imóvel na câmara central por mais de 10 minutos. Para o mesmo tratamento realizado com *S. carvachoi*, um total de 15 indivíduos escolheram o lado direito, 19 escolheram o lado esquerdo e outros 6 não escolheram nenhum dos lados. O tempo médio de escolha para *S. carvachoi* foi de 271,26 segundos ($\pm 246,7$). Não houve assimetria na escolha de ambos os camarões neste primeiro tratamento (teste binomial, $p>0,05$) (Tabela I).

No segundo tratamento, 19 *A. estuariensis* escolheram o lado contendo água do mar não marcada, 20 escolheram o lado contendo água do mar marcada com a presença de *G. stomatus* e apenas 1 indivíduo não apresentou nenhuma resposta, sendo o tempo médio de escolha 154,97 segundos ($\pm 1,78$). Não houve diferença estatística na escolha de *A. estuariensis* por nenhuma das câmaras, indicando a ausência de atração desta espécie por *G. stomatus* (teste binomial, $p>0,05$) (Tabela I). Entretanto, a resposta de *S. carvachoi* foi altamente significativa, com 32 dos 40 indivíduos sendo atraídos em direção ao lado contendo água marcada com a presença de *A. estuariensis* ($p<0,01$) (Tabela I). Dos outros 8 indivíduos testados, 4 deles escolheram o lado contendo água do mar não marcada e outros 4 não apresentaram nenhuma escolha. O tempo médio de escolha para *S. carvachoi* foi de 228,02 segundos ($\pm 204,52$).

Tabela I. Resultados do experimento de atração química entre *Alpheus estuariensis* e *Gobionellus stomatus* (a e b) e entre *Salmonus carvachoi* e *Alpheus estuariensis* (c e d).

	Série experimental		Escolha (N)				Tempo (segundos) (Med \pm D.P.)
	A	B	0	A	B	p	
a	Água do Mar	Água do Mar	6	15	19	$>0,05$	123,17 \pm 109,6
b	Água do Mar	<i>G. stomatus</i>	1	19	20	$>0,05$	154,97 \pm 110,4
c	Água do Mar	Água do Mar	1	21	18	$>0,05$	271,26 \pm 264,7
d	Água do Mar	<i>A. estuariensis</i>	4	4	32	$<0,01$	228,02 \pm 204,5

Legenda: Med = Média; D.P. = Desvio Padrão; N = Número de indivíduos em cada escolha.

Experimentos de atração visual

No primeiro tratamento, no qual ambos os lados A e B dos aquários estavam vazios, 18, 13 e 17 *G. stomatus* escolheram o lado A do aquário após 20 minutos, 12 e 24 horas respectivamente. Outros 12, 17 e 13 *G. stomatus* escolheram o lado B do aquário nos respectivos intervalos de tempo. Para o mesmo tratamento realizado com *S. carvachoi*, 16, 15, 17 indivíduos escolheram o lado A do aquário e outros 14, 15, 13 escolheram o lado B após 20 minutos, 12 e 24 horas respectivamente. Conforme esperado, não houve preferência de nenhuma das espécies testadas por nenhum lado do aquário em nenhum dos períodos de observação (teste binomial, $p > 0,05$) (Figura 4).

No segundo tratamento, um dos lados dos aquários abrigava *A. estuariensis*. Um total de 18, 15 e 19 *G. stomatus* escolheram o lado do aquário contendo *A. estuariensis* após 20 minutos, 12 e 24 horas respectivamente. Outros 12, 15 e 11 *G. stomatus* escolheram o lado oposto do aquário. Não houve preferência de *G. stomatus* por nenhum lado em específico em todos os períodos de observação, indicando ausência de atração visual desta espécie para com *A. estuariensis* (teste binomial, $p > 0,05$) (Figura 4). Para o mesmo tratamento realizado com *S. carvachoi*, nos primeiros 20 minutos de experimento, 18 destes camarões preferiram o lado do aquário contendo *A. estuariensis* e outros 12 escolheram o lado vazio, não havendo diferença estatística na escolha por nenhum dos lados em específico (teste binomial, $p > 0,05$). No entanto, 22 e 25 destes indivíduos preferiram o lado do aquário que abrigava *A. estuariensis* nos períodos de observação de 12 e 24 horas, indicando uma atração visual de *S. carvachoi* para com *A. estuariensis* ($p < 0,05$ e $p < 0,01$ para os períodos de 12 e 24h respectivamente) (Figura 4). Outros 8 e 5 *S. carvachoi* escolheram o lado oposto do aquário para os respectivos períodos de observação.

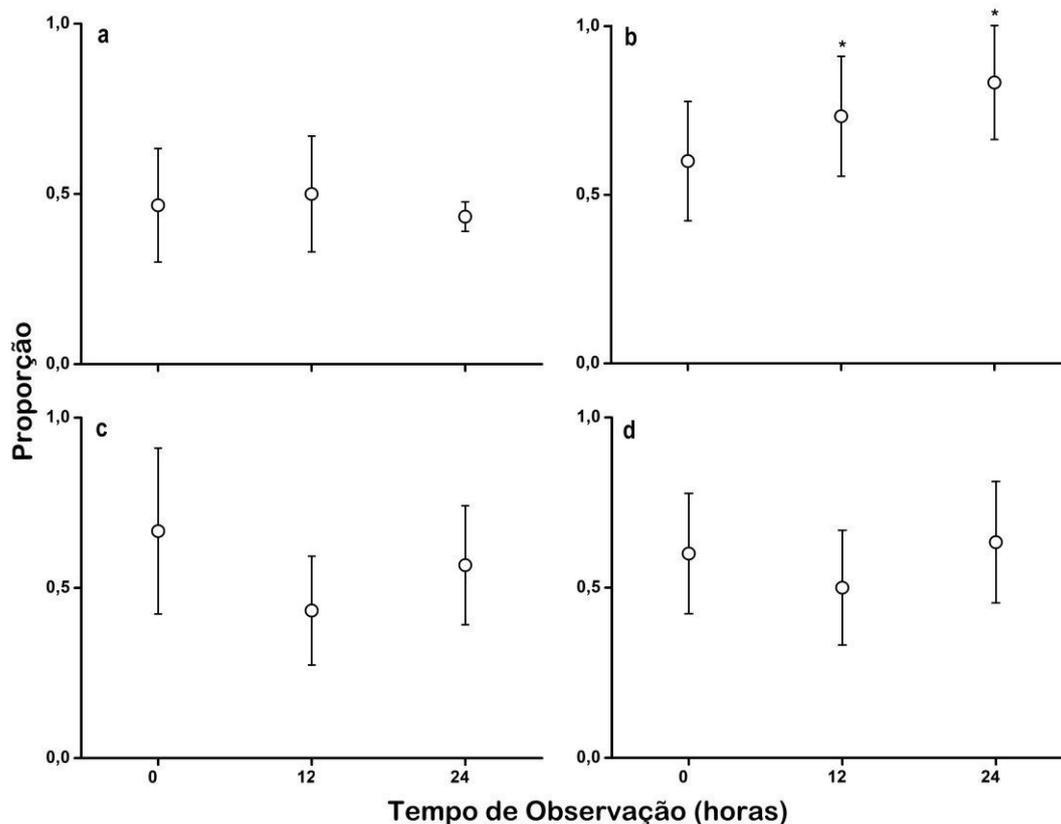


Figura 4: Atração visual entre *Salmoneus carvachoi* e *Gobionellus stomatus* para com *Alpheus estuariensis* utilizando um aparato de dupla escolha. Letras a e c representam o tratamento controle para *Salmoneus carvachoi* e *Gobionellus stomatus*, respectivamente. Letras b e d representam o tratamento com a presença de *Alpheus estuariensis* para *Salmoneus carvachoi* e *Gobionellus stomatus*, respectivamente. A presença do * indica significância estatística (Teste Binomial).

Discussão

Atração química e visual

A produção, bem como a percepção de metabólitos dissolvidos na água por parte de organismos marinhos já é bem documentada na literatura, especialmente para os crustáceos decápodos (Ambrosio and Brooks, 2001), não sendo diferente no caso das interações simbióticas (Bruyn et al., 2011). A utilização desta via sensorial, que permite o reconhecimento a distâncias consideráveis com a finalidade de encontrar os hospedeiros, é justificada pela quantidade de benefícios que os simbiontes encontram nos mesmos, tais como recursos alimentares (tecido, muco ou fezes de seu hospedeiro)

(Pearse, 1913; Stauber, 1945; Telford, 1982; Valdivia and Stotz, 2006) e locais adequados para o acasalamento (Baeza and Thiel, 2000; Jossart et al., 2014).

Em todo o mundo, várias espécies do gênero *Salmoneus* estabelecem associações com outras espécies de macrocrustáceos escavadores, inclusive com espécies do gênero *Alpheus* associadas à Gobídeos (Almeida et al., 2012; Anker, 2003, 2010, Anker et al., 2015; Anker and Marin, 2006; Dworschak et al., 2000; Komai, 2009; Ramos-Porto et al., 1994). Além disso, em um trabalho realizado recentemente no Nordeste brasileiro, Oliveira et al., (2015) sugerem que *S. carvachoi* é uma espécie generalista devido ao fato de o mesmo ter sido registrado pela primeira vez em tocas de *Alpheus chacei* e *Axinassa australis* e de já ter sido registrado previamente habitando tocas de *A. estuariensis*, *Alpheus buckupi*, e *Alpheus carlae*. Levando em conta estes achados, não seria esperado encontrar uma resposta de *S. carvachoi* a estímulos químicos provenientes de *A. estuariensis* uma vez que, a especificidade no reconhecimento de um hospedeiro decresce com o aumento no número de hospedeiros possíveis (Stevens, 1990). Entretanto, a variação na quimiotaxia (orientação mediada por substâncias químicas) pode ser influenciada pela densidade populacional do hospedeiro, sendo os simbiossitos primariamente atraídos a hospedeiros mais abundantes ou aqueles mais comuns no ambiente (Derby and Atema, 1980; Duffy, 1992; Guo et al., 1996; Gwaltney and Brooks, 1994; Vandenspiegel et al., 1998). Embora as evidências sugiram que *S. carvachoi* seja uma espécie generalista baseada na quantidade de hóspedes os quais o mesmo pode ser encontrado em associação, na área de estudo do presente trabalho a única espécie de hospedeiro encontrada até então é *A. estuariensis*, fato que pode ter tornado *S. carvachoi* muito sensível à presença de seu hospedeiro resultando numa resposta altamente significativa em direção ao mesmo durante os experimentos.

Os resultados do experimento de atração visual demonstram que, além da percepção química, *S. carvachoi* é atraído visualmente a *A. estuariensis*. Comportamentos mediados pela visão não comuns em crustáceos aquáticos (Ache and Davenport, 1972), embora seu papel já esteja bem documentado no controle do comportamento sexual e agonista de espécies semi-terrestres (Salmon and Atsides, 1968; Schöne, 1968; Wright, 1968). Porém, embora o papel do estímulo visual seja pouco estudado em decápodos (Baeza and Stotz, 2003), foi verificado em trabalhos

concernentes ao papel que estímulos químicos e visuais desempenham no estabelecimento de relações simbióticas, que ambos os carídeos *Synalpheus stimpsoni* e *Betaeus macginitieae* são capazes de reconhecer seus hospedeiros (o crinóide *Comaster multifidus* e o equinóide *Strongylocentrotus franciscanus*, respectivamente) tanto por meio de estímulos químicos quanto visuais (Ache and Davenport, 1972; Vandenspiegel et al., 1998). Embora a atração química tenha um papel primordial na localização do hospedeiro, os resultados deste trabalho apontam que esta não é a única via sensorial atuante neste processo. Em ambientes marinhos, especialmente no domínio bentônico, a turbulência local da água pode causar uma perturbação no gradiente de difusão necessário para a orientação química (Ache and Davenport, 1972), fato ainda mais verdadeiro em zonas intertidais onde o fluxo de água devido ao regime de marés é mais intenso. Desta forma, a visão torna-se um estímulo também útil para o estabelecimento da relação. Este sentido poderia promover a atração de *S. carvachoi* a objetos com forma semelhante ao seu hospedeiro e, por fim, o estímulo químico atuaria no reconhecimento e na seleção de um hospedeiro adequado, fazendo com que o encontro do hospedeiro seja potencializado pela ação conjunta dos dois estímulos (Ache and Davenport, 1972; Vandenspiegel et al., 1998).

A associação entre camarões alfeídeos e peixes gobídeos também já é bem registrada na literatura como ocorrendo em diversas partes do mundo, sobretudo na região Indo-Pacífica (Karplus et al., 1974, 1981; Karplus et al., 1972; Thompson, 2004, 2005; Thompson et al., 2005). Tanto os benefícios experimentados por cada um dos envolvidos quanto as vias sensoriais utilizadas pelos mesmos no estabelecimento desta relação são bem documentadas na literatura (Karplus and Thompson, 2011; Karplus et al., 1972; Karplus et al., 1981). Nenhuma resposta em relação a estes estímulos testados foi verificada entre *A. estuariensis* e *G. stomatus* de maneira que nenhuma das espécies em questão mostrou-se atraída à outra. Em associações de caráter facultativo e temporário é comum haver ausência de atração mútua tanto do gobídeo como do camarão em relação ao olfato e à visão. A presença ou a ausência destes mecanismos é responsável pela determinação do tipo de padrão de especificidade dos envolvidos na interação. Neste sentido, Karplus (1981) e Karplus and Thompson (2011) propuseram três tipos de padrões de especificidade de acordo com os padrões de co-ocorrência verificados em campo: Tipo I (tanto o camarão como o peixe co-ocorrem e são mutuamente atraídos), tipo II (ambos co-ocorrem, porém não há atração mútua) e tipo

III (não há co-ocorrência e, conseqüentemente, não há atração mútua). Os resultados deste trabalho estão de acordo com o padrão de especificidade tipo II, o qual já foi verificado entre alfeídeos e gobídeos. Por exemplo, *Amblyeleotris steinitzi* e *Alpheus djiboutensis* bem como *A. steinitzi* e *A. rapax* se enquadram neste tipo de padrão de especificidade, sendo a associação entre os mesmos considerada instável e de curta duração (Karplus, 1981). Desta forma, a inexistência de atração entre *G. stomatus* e *A. estuariensis* sugere que não há uma associação entre estas espécies. Observações em laboratório apontam que tanto os gobídeos quanto os camarões apresentam fototaxia (orientação mediada pela luz) negativa e tigmotaxia (orientação mediada pelo toque) positiva (Karplus et al., 1972). Desta maneira, na ausência de atração mútua, é provável que a utilização oportunística das tocas de *A. estuariensis* por *G. stomatus* seja a causa por trás da co-ocorrência destas espécies em um mesmo refúgio.

Associação e co-ocorrência com A. estuariensis

De todos os benefícios adquiridos ao utilizar um refúgio, em sistemas marinhos estruturalmente complexos pode-se destacar a proteção contra predadores, os quais oferecem um risco direto aos organismos que atuam no ambiente como presas (Scharf et al., 2006). Estudos atestam que as taxas de sobrevivência de alguns crustáceos como hermitões (Bertness, 1981), lagostas (Wahle and Steneck, 1991), caranguejos (Shervette et al., 2004), siris (Heck and Coen, 1995) e peixes (Scharf et al., 2006) aumentam com a disponibilidade de refúgios. Assim, levantamos a hipótese de que tanto *S. carvachoi* como *G. stomatus* utilizam as tocas construídas por *A. estuariensis* como um abrigo contra predadores principalmente em períodos de maré baixa quando o banco de lama fica exposto, aumentando desta forma, suas taxas de sobrevivência.

Especialmente para uma espécie de tamanho reduzido como *S. carvachoi* que se mostrou atraído a *A. estuariensis*, bem como para as demais espécies deste gênero, associar-se às tocas de outra espécie de decápodo como *A. estuariensis* pode ser vantajoso no sentido de proteger-se contra potenciais predadores como, por exemplo, peixes, camarões estomatópodos dentre outros (Oliveira et al., 2015), alguns dos quais, (além de outros como aves, por exemplo) foram observados em campo durante as amostragens. Além disso, não apenas a estadia na toca oferece um refúgio capaz de reduzir a probabilidade de ser predado, mas a presença de *A. estuariensis* diminui ainda mais essa probabilidade. Baeza et al., (2010) comentam que, possivelmente as chances

de ataque de peixes predadores para com o carídeo *Betaeus lilianae* são reduzidas em função do tamanho acentuado dos quelípodos de seu hospedeiro, o caranguejo *Platyxanthus crenulatus*. Da mesma forma, o tamanho acentuado do quelípodo de *A. estuariensis* favorece ainda mais a proteção de *S. carvachoi* contra predadores.

Conclusão

Os resultados deste trabalho apontam que estímulos sensoriais distintos tais como, o olfato e a visão podem atuar no estabelecimento e manutenção de associações simbióticas, conforme observado na relação entre *S. carvachoi* e *A. estuariensis*. Também, independente de haver especificidade no reconhecimento de um hospedeiro, conforme verificado entre *G. stomatus* e *A. estuariensis*, a utilização de refúgios construídos e mantidos por uma espécie pode ser benéfica para uma série de outros indivíduos, favorecendo sua sobrevivência. Por fim, os refúgios construídos por uma espécie e utilizados por outras dão oportunidade de compreender aspectos relacionados às interações ecológicas. Novas questões precisam ser respondidas diante dos resultados deste trabalho. Por exemplo, para *A. estuariensis* há benefícios (ou prejuízos) e quais são estes ao associar-se com *S. carvachoi*? Existem outros benefícios adquiridos por *S. carvachoi* ao associar-se com *A. estuariensis* e suas tocas além da utilização dos refúgios? Existe, de alguma forma, competição intraespecífica em *S. carvachoi* para a aquisição de tocas ocupadas pelo seu hospedeiro, dada a alta atração química e visual observada pelo mesmo em relação a *A. estuariensis*? A realização de novos experimentos tanto laboratoriais quanto em campo é sugerida para que estas e outras questões possam ser elucidadas.

Bibliografia

Ache, B.W., Davenport, D., 1972. The sensory basis of host recognition by symbiotic shrimps, genus *Betaeus*. Biol. Bull. 143, 94–111.

Almeida, A.O., Boehs, G., Araújo-Silva, C.L., Bezerra, L.E.A., 2012. Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. Zootaxa 3347, 1–35.

Almeida, A.O., Mantelatto, F.L., 2013. Extension of the known southern distributions

- of three estuarine snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 (Caridea, Alpheidae) in South America. *Crustaceana* 86, 1715–1722. doi:10.1163/15685403-00003238
- Almeida, A.O., Terossi, M., Araújo-Silva, C.L., Mantelatto, F.L., 2013. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. *Zootaxa* 3652, 437–452.
- Ambrosio, L.J., Baeza, J.A., 2016. Territoriality and conflict avoidance explain asociality (solitariness) of the endosymbiotic pea crab *Tunicotheres moseri*. *Plos One* 11, 1–20. doi:10.1371/journal.pone.0148285
- Anker, A., 2003. Alpheid shrimps from the mangroves and mudflats of Singapore. Part I. Genera *Salmoneus*, *Athanas* and *Potamalpheops*, with the description of two new species (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Raffles Bull. Zool.* 51, 283–314.
- Anker, A., 2010. The shrimp genus *Salmoneus* Holthuis, 1955 (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) in the tropical western Atlantic, with description of five new species. *Zootaxa* 2372, 177–205.
- Anker, A., Pratama, I. S., Firdaus, M., Rahayu, D. L., 2015. On some interesting marine decapod crustaceans (Alpheidae, Laomediidae, Strahlaxiidae) from Lombok, Indonesia. *Zootaxa*, 3911, 301-342.
- Anker, A., Marin, I. N., 2006. New records and species of Alpheidae (Crustacea: Decapoda) from Vietnam. Part I. Genus *Salmoneus* Holthuis, 1955. *Raffles Bull. Zool.* 54, 295–319
- Anker, A., Hurt, C., Knowlton, N., 2008. Revision of the *Alpheus cristulifrons* species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 88, 543-562. doi:10.1017/S0025315408001136
- Anker, A., Hurt, C., Knowlton, N., 2007a. Three transisthmian snapping shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae: *Alpheus*) associated with innkeeper worms (Echiura: *Thalassematidae*) in Panama. *Zootaxa* 1626, 1–23.
- Anker, A., Hurt, C., Knowlton, N., 2007b. Revision of the *Alpheus nuttingi* (Schmitt) species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Pacific. *Zootaxa* 1577, 41–60.
- Anker, A., Ming-Shiou, J., Tin-Yan, C., 2001. Two unusual species of Alpheidae (Decapoda: Caridea), associated with upogebiid mudshrimps in the mudflats of Taiwan and Vietnam. *J. Crustac. Biol.* 21, 1049–1061.
- Anker, A., Murina, G.-V., Lira, C., Caripe, J.V., Palmer, A.R., Jeng, M.-S., 2005. Macrofauna associated with Echiuran burrows: A review with new observations of the innkeeper worm, *Ochetostoma erythrogrammon* Leuckart and Ruppel, in Venezuela. *Zool. Stud.* 44, 157.
- Anker, A., Vera Caripe, J.A., Lira, C., 2006. Description of a new species of commensal alpheid shrimp (Crustacea, Decapoda) from the southern Caribbean Sea. *Zoosystema* 28, 683–702.

- Atema, J., 1995. Chemical signals in the marine environment: dispersal, detection, and temporal signal analysis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 92, 62–66. doi:10.1073/pnas.92.1.62
- Baeza, J.A., Farías, N.E., Luppi, T.A., Spivak, E.D., 2010. Refuge size, group living and symbiosis: Testing the “resource economic monopolization” hypothesis with the shrimp *Betaeus lilianae* and description of its partnership with the crab *Platyxanthus crenulatus*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 389, 85–92. doi:10.1016/j.jembe.2010.03.014
- Baeza, J.A., Guéron, R., Simpson, L., Ambrosio, L.J., 2016. Population distribution, host-switching, and chemical sensing in the symbiotic shrimp *Lysmata pederseni*: implications for its mating system in a changing reef seascape. *Coral Reefs* 35, 1213–1224. doi:10.1007/s00338-016-1467-3
- Baeza, J.A., Stotz, W., 2003. Host-use and selection of differently colored sea anemones by the symbiotic crab *Allopetrolisthes spinifrons*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 284, 25–39. doi:10.1016/S0022-0981(02)00476-8
- Baeza, J. A., Thiel, M., 2000. Host use pattern and life history of *Liopetrolisthes mitra*, a crab associate of the black sea urchin *Tetrapygus niger*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 80, 639–645. doi:10.1017/S0025315400002460
- Bellwood, O., 2002. The occurrence, mechanics and significance of burying behaviour in crabs (Crustacea: Brachyura). *J. Nat. Hist.* 36, 1223–1238. doi:10.1080/00222930110048891
- Bertness, M.D., 1981. Competitive Dynamics of a Tropical Hermit Crab Assemblage. *Ecology* 62, 751–761. doi:10.2307/1937743
- Böhlke, J.E., Chaplin, C.C.G., 1968. *Fishes of the Bahamas and Adjacent Tropical Waters*. University of Texas Press.
- Boltana, S., Thiel, M., 2001. Associations between two species of snapping shrimp, *Alpheus inca* and *Alpheopsis chilensis* (Decapoda: Caridea: Alpheidae). *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 81, 633–638.
- Breithaupt, T., Thiel, M., 2011. *Chemical communication in crustaceans*. Springer, New York.
- Brooks, W.R., 1991. Chemical recognition by hermit crabs of their symbiotic sea anemones and a predatory octopus. *Hydrobiologia* 216–217, 291–295. doi:10.1007/BF00026477
- Brooks, W.R., Rittschof, D., 1995. Chemical Detection and Host Selection by the Symbiotic Crab *Porcellana sayana*. *Invertebr. Biol.* 114, 180. doi:10.2307/3226890
- Castro, P., 1971. The Natantian Shrimps (Crustacea, Decapoda) Associated with Invertebrates in Hawaii. *Pac. Sci.* 25, 395–403.
- Christy, J.H., 1987. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bull. Mar. Sci.* 41, 177–191.
- Criales, M.M., 1984. Shrimps associated with coelenterates, echinoderms, and molluscs

- in the Santa Marta region, Colombia. *J. Crustac. Biol.* 4, 307–317.
- Davenport, D., 1955. Specificity and behaviour in symbiosis. *The quarterly Review of Biology* 30, 29–46.
- De Bruyn, C., De Ridder, C., Rigaud, T., David, B., 2011. Chemical host detection and differential attraction in a parasitic pea crab infecting two echinoids. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 397, 173–178. doi:10.1016/j.jembe.2010.12.005
- De Bruyn, C., Rigaud, T., David, B., De Ridder, C., 2009. Symbiosis between the pea crab *Dissodactylus primitivus* and its echinoid host *Meoma ventricosa*: potential consequences for the crab mating system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 375, 173–183. doi:10.3354/meps07733
- De Grave, S., Anker, A., 2000. A new genus and new species of alpheid shrimp (Crustacea: Decapoda) from Papua New Guinea. *Raffles Bull. Zool.* 48, 249–256.
- Derby, C.D., Atema, J., 1980. Induced host odor attraction in the pea crab *Pinnotheres maculatus*. *Biol. Bull.* 158, 26–33.
- Duffy, J.E., 1992. Host use patterns and demography in a guild of tropical sponge-dwelling shrimps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 90, 127–138.
- Dworschak, P.C., Anker, A., Abed-Navand, D., 2000. A new genus and three new species of alpheids (Decapoda: Caridea) associated with thalassinids. *Ann. Naturhist. Mus.Wien* 102, 301–320.
- Eisner, T., Meinwald, J., 1995. Chemical ecology. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92, 1.
- Felder, D.L., Manning, R.B., 1986. A New Genus and Two New Species of Alpheid Shrimps (Decapoda: Caridea) from South Florida. *J. Crustac. Biol.* 6, 497. doi:10.2307/1548189
- Frogia, C., Atkinson, R.J.A., 1998. Association between *Athanas amazone* (Decapoda: Alpheidae) and *Squilla mantis* (Stomatopoda: Squillidae). *J. Crustac. Biol.* 18, 529. doi:10.2307/1549417
- Gabel, F., Garcia, X.F., Brauns, M., Sukhodolov, A., Leszinski, M., Pusch, M.T., 2008. Resistance to ship-induced waves of benthic invertebrates in various littoral habitats. *Freshw. Biol.* 53, 1567–1578. doi:10.1111/j.1365-2427.2008.01991.x
- Gosselin, L.A., Chia, S.A., 1995. Distribution and dispersal of early juvenile snails: effectiveness of intertidal microhabitats as refuges and food sources. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 128, 213–223.
- Gray, I.E., McCloskey, L.R., Weihe, S.C., 1968. The Commensal Crab *Dissodactylus mellitae* and its Reaction to Sand Dollar Host Factor. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 84, 472–481.
- Guo, C.-C., Hwang, J.-S., Fautin, D.G., 1996. Host selection by shrimps symbiotic with sea anemones: a field survey and experimental laboratory analysis. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 202, 165–176.
- Gwaltney, C.L., Brooks, W.R., 1994. Host specificity of the Anemone shrimp *Periclimenes pedersoni* and *P. yucatanicus* in the Florida keys. *Symbiosis.* 16, 83–96.

- Hart, J.F.L., 1964. Shrimps of the genus *Betaeus* on the Pacific coast of North America with descriptions of three new species. Proc. U.S. Natl. Mus. 115, 431–466.
- Hay, M.E., 2009. Marine chemical ecology: chemical signals and cues structure marine populations, communities, and ecosystems. Ann. Rev. Mar. Sci. 1, 193–212.
- Hay, M.E., 1997. Marine chemical ecology: what's known and what's next? Oceanogr. Lit. Rev. 44, 476–476.
- Hayashi, K.I., 2002. A New Species of the Genus *Athanas* (Decapoda, Caridea, Alpheidae) Living in the Burrows of a mantin shrimp. Crustaceana 75, 395–403.
- Hayes, F.E., 2007. Decapod crustaceans associating with the sea urchin *Diadema antillarum* in the Virgin Islands. Nauplius 15, 81–85.
- Haygood, M.G., Schmidt, E.W., Davidson, S.K., Faulkner, D.J., 1999. Microbial symbionts of marine invertebrates: opportunities for microbial biotechnology. J. Mol. Microbiol. Biotechnol. 1, 33–43. doi:10.3389/fmicb.2013.00195
- Heck Jr, K.L., Coen, L.D., 1995. Predation and the abundance of juvenile blue crabs: a comparison of selected east and gulf coast (USA) studies. Bull. Mar. Sci. 57, 877–883.
- Henkel, T.P., Pawlik, J.R., 2005. Habitat use by sponge-dwelling brittlestars. Mar. Biol. 146, 301–313. doi:10.1007/s00227-004-1448-x
- Hou, Z., Liew, J., Jaafar, Z., 2013. Cleaning symbiosis in an obligate goby–shrimp association. Mar. Biol. 160, 2775–2779. doi:10.1007/s00227-013-2252-2
- Jossart, Q., Wattier, R.A., Kastally, C., Aron, S., David, B., De Ridder, C., Rigaud, T., 2014. Genetic evidence confirms polygamous mating system in a crustacean parasite with multiple hosts. PLoS One 9, 1–7. doi:10.1371/journal.pone.0090680
- Karplus, I., 2014. Symbiosis in fishes: The biology of interspecific partnerships. Wiley Blackwell, Oxford.
- Karplus, I., 1981. Goby-shrimp partner specificity . II. The behavioural mechanisms regulating partner specificity. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 51, 21–35.
- Karplus, I., Szlep, R., Tsumamal, M., 1981. Goby-shrimp partner specificity. I. Distribution in the northern red sea and partner specificity. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 51, 1–19.
- Karplus, I., Szlep, R., Tsumamal, M., 1974. The burrows of alpheid shrimp associated with gobiid fish in the northern Red Sea. Mar. Biol. 24, 259–268. doi:10.1007/BF00391901
- Karplus, I., Thompson, A.R., 2011. The partnership between Gobiid fishes and burrowing Alpheid shrimps. Biol. Gobies 559–607. doi:10.1201/b11397-29
- Karplus, I., Tsumamal, M., Szlep, R., 1972. Analysis of the mutual attraction in the association of the fish *Cryptocentrus cryptocentrus* (Gobiidae) and the shrimp *Alpheus djiboutensis* (Alpheidae). Mar. Biol. 17, 275–283. doi:10.1007/BF00366737
- Knowlton, N., Keller, B.D., 1985. Two more sibling species of alpheid shrimps

- associated with the Caribbean sea anemones *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. *Bull. Mar. Sci.* 37, 893–904.
- Komai, T., 2009. A new species of the alpheid shrimp genus *Salmoneus* (Decapoda, Caridea) from the Ryukyu Islands, Japan, associated with a callianassid ghost shrimp (Decapoda, Thalassinidea). *Crustaceana*. 82, 869–880.
- Meireles, A.L., Mantelatto, F.L., 2008. Biological features of a puzzling symbiotic association between the hermit crab *Dardanus insignis* and the porcellanid crab *Porcellana Sayana* (Crustacea). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 362, 38–42. doi:10.1016/j.jembe.2008.05.009
- Ocampo, E.H., Nuñez, J.D., Cledón, M., Baeza, J.A., 2012. Host-specific reproductive benefits, host selection behavior and host use pattern of the pinnotherid crab *Calyptraeotheres garthi*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 429, 36–46. doi:10.1016/j.jembe.2012.06.009
- Oliveira, M.V., Costa-Souza, A.C., Guimarães, F.J., Almeida, A.O., Baeza, J.A., 2015. Observations on the life history of a rare shrimp, *Salmoneus carvachoi* (Crustacea: Caridea: Alpheidae), a possible simultaneous hermaphrodite. *Mar. Biodivers. Rec.* 8, 1-8. doi:10.1017/S1755267215001219
- Patton, W.K., 1966. Decapod Crustacea commensal with Queensland branching corals. *Crustaceana* 10, 271–295.
- Pearse, A.S., 1913. On the habits of the crustaceans found in *Chaetopterus tubes* at Woods Hole, Massachusetts. *Biol. Bull.* 24, 102–114.
- Persson, L., Eklov, P., 1995. Prey Refuges Affecting Interactions Between Piscivorous Perch and Juvenile Perch and Roach. *Ecology* 76, 70–81. doi:10.2307/1940632
- Pfaller, J.B., Alfaro-Shigueto, J., Giffoni, B., Ishihara, T., Mangel, J.C., Peckham, S.H., Bjorndal, K.A., Baeza, J.A., 2014. Social monogamy in the crab *Planes major*, a facultative symbiont of loggerhead sea turtles. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 461, 124–132. doi:10.1016/j.jembe.2014.08.011
- Pochon, X., Pawlowski, J., Zaninetti, L., Rowan, R., 2001. High genetic diversity and relative specificity among Symbiodinium-like endosymbiotic dinoflagellates in soritid foraminiferans. *Mar. Biol.* 139, 1069–1078. doi:10.1007/s002270100674
- Ramos-Porto, M., Viana, G.F.S., Lacerda, P.R., 1994. Ocorrência de *Salmoneus ortmanni* (Rankin, 1898) no Nordeste brasileiro. *Revista Nordestina de Zoologia* 1, 44–60.
- Randall, J.E., Lobel, P.S., Kennedy, C.W., 2005. Comparative ecology of the gobies *Nes longus* and *Ctenogobius saepepallens*, both symbiotic with the snapping shrimp *Alpheus floridanus*. *Environ. Biol. Fishes* 74, 119–127. doi:10.1007/s10641-005-2138-3
- Reeves, M.N., Brooks, W.R., 2001. Host selection, Chemical detection, and protection of the symbiotic Pinnotherid crab *Dissodactylus crintichelis* and *Clypeasterophilus rugatus* associated with echinoderms 30, 239–256.
- Ross, D.M., 1983. Symbiotic relations, in: Vernberg, S. J., Vernberg, W. B. (Eds.), *The Biology of Crustacea* 7. Academic Press, New York, pp. 163–212.

- Salmon, M., Atsaiades, S.P., 1968. Visual and acoustical signalling during courtship by fiddler crabs (Genus *Uca*). *Integr. Comp. Biol.* 8, 623–639. doi:10.1093/icb/8.3.623
- Scharf, F.S., Manderson, J.P., Fabrizio, M.C., 2006. The effects of seafloor habitat complexity on survival of juvenile fishes: Species-specific interactions with structural refuge. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 335, 167–176. doi:10.1016/j.jembe.2006.03.018
- Schembri, P.J., Jaccarini, V., 1978. Some Aspects of the Ecology of the Echiuran Worm *Bonellia viridis* and Associated Infauna. *Mar. Biol.* 47, 55–61.
- Schöne, H., 1968. Agonistic and Sexual Display in Aquatic and Semi-Terrestrial Brachyuran crabs. *Am. Zool.* 8, 641–654.
- Schwarzkopf, L., Alford, R.A., 1996. Desiccation and shelter-site use in a tropical amphibian: comparing toads with physical models. *Funct. Ecol.* 10, 193–200. doi:10.2307/2389843
- Shervette, V.R., Perry, H.M., Rakocinski, C.F., Biesiot, P.M., 2004. Factors influencing refuge occupation by stone crab *Menippe adina* juveniles in Mississippi Sound. *J. Crustac. Biol.* 24, 652–665.
- Silliman, B.R., Layman, C. a, Altieri, A.H., 2003. Symbiosis between an alpheid shrimp and a xanthoid crab in salt marshes of mid-Atlantic states, U.S.A. *J. Crustac. Biol.* 23, 876–879. doi:10.1651/c-2410
- Stanley, G.D., 2006. Photosymbiosis and the evolution of modern coral reefs. *Evolution. Science.* 312, 857–858.
- Stauber, L.A., 1945. *Pinnotheres ostreum*, parasitic on the american oyster, *Ostrea* (Gryphaea) *virginica*. *Biol. Bull.* 88, 269–291. doi:10.2307/1538315
- Stebbins, T.B., 1989. Population dynamics and reproductive biology of the commensal isopod *Colidotea rostrata* (Crustacea: Isopoda: Idoteidae). *Mar. Biol.* 101, 329–337.
- Stevens, P.M., 1990. Specificity of host recognition of individuals from different host races of symbiotic pea crabs (Decapoda : Pinnotheridae). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 143, 193–207. doi:10.1016/0022-0981(90)90070-S
- Telford, M., 1982. Echinoderm spine structure, feeding and host relationships of four species of *Dissodactylus* (Brachyura: Pinnotheridae). *Bull. Mar. Sci.* 32, 584–594.
- Thiel, M., Baeza, J.A., 2001. Factors affecting the social behaviour of crustaceans living symbiotically with other marine invertebrates: a modelling approach. *Symbiosis* 30, 163–190.
- Thiel, M., Zander, A., Valdivia, N., Baeza, J. a., Rueffler, C., 2003. Host fidelity of a symbiotic porcellanid crab: the importance of host characteristics. *J. Zool.* 261, 353–362. doi:10.1017/S0952836903004333
- Thompson, A.R., 2005. Dynamics of demographically open mutualists: Immigration, intraspecific competition, and predation impact goby populations. *Oecologia* 143, 61–69. doi:10.1007/s00442-004-1775-0

- Thompson, A.R., 2004. Habitat and mutualism affect the distribution and abundance of a shrimp-associated goby. *Mar. Freshw. Res.* 55, 105–113. doi:10.1071/MF03099
- Thompson, A.R., Thacker, C.E., Shaw, E.Y., 2005. Phylogeography of marine mutualists: Parallel patterns of genetic structure between obligate goby and shrimp partners. *Mol. Ecol.* 14, 3557–3572. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02686.x
- Valdivia, N., Stotz, W., 2006. Feeding Behavior of the Porcellanid Crab *Allopetrolisthes spinifrons*, Symbiont of the Sea Anemone *Phymactis papillosa*. *J. Crustac. Biol.* 26, 308–315. doi:10.1651/C-2607.1
- Vandenspiegel, D., Eeckhaut, I., Jangoux, M., 1998. Host selection by *Synalpheus stimpsoni* (De Man), an ectosymbiotic shrimp of comatulid crinoids, inferred by a field survey and laboratory experiments. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 225, 185–196. doi:10.1016/S0022-0981(97)00222-0
- Vermeij, G.J., 1983. Intimate associations and coevolution in the sea. In: Futuyma, D. J. & Slatkin, M. (Eds.), *Coevolution*, Sinauer Associates, Sunderland, pp. 311-327.
- Vet, L.E., 1999. From chemical to population ecology: infochemical use in an evolutionary context. *J. Chem. Ecol.* 25, 31–49.
- Wahle, R.A., Steneck, R.S., 1991. Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster *Homarus americanus*: a demographic bottleneck? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69, 231–243.
- Werding, B., Christensen, B., Hiller, A., 2016. Three way symbiosis between a goby, a shrimp, and a crab. *Mar. Biodivers.* 46, 897–900. doi:10.1007/s12526-016-0453-x
- Williams, A.B., 1988. New marine decapod crustaceans from waters influenced by hydrothermal discharge, brine, and hydrocarbon seepage. *Fish. Bull.* 86, 263–287.
- Williams, E.H., Williams, L.B., 1986. The first association of an adult mollusk (Nudibranch: Doridae) and a fish (Perciformes: Gobiidae). *Venus* 45, 210–212.
- Woodin, S.A., 1978. Refuges, Disturbance, and Community Structure: A Marine Soft-Bottom Example. *Ecology* 59, 274–284. doi:10.2307/1936373
- Wright, H.O., 1968. Visual Displays in Brachyuran Crabs: Field and Laboratory Studies. *Am. Zool.* 8, 655–665.
- Zimmer, R.K., Butman, C.A., 2000. Chemical signaling processes in the marine environment. *Biol. Bull.* 198, 168–187.

Considerações Finais

Nesta dissertação, foram estudados dois aspectos do comportamento social de *A. estuariensis* e quais mecanismos sensoriais estão envolvidos na relação desta espécie com *S. carvachoi* e *G. stomatus*, ambos encontrados nos refúgios construídos e mantidos por *A. estuariensis*. Espécies da família Alpheidae são muitas vezes reportados como apresentando comportamento de guarda de seus refúgios bem como sendo monogâmicos. Os resultados deste trabalho vão de encontro a estes achados, sendo possível evidenciar como o ambiente em que uma espécie vive é capaz de moldar seu comportamento social. A abundância de um dado recurso, neste caso os refúgios, como também seu tamanho e complexidade podem ser determinantes em modular a capacidade de monopolizar este recurso bem como na capacidade de transitar entre estes e, conseqüentemente, apresentar sistemas de acasalamento distintos. Além disso, este estudo destaca as espécies da família Alpheidae como sendo excelentes modelos para testar hipóteses concernentes ao comportamento social.

Outra peculiaridade de Alpheidae é o histórico de formar associação com uma série de outros invertebrados e vertebrados marinhos, fato também observado no presente estudo. Em muitas relações simbióticas, os simbiontes utilizam estímulos químicos e/ou visuais para encontrar seus hospedeiros. Foi possível observar como estes estímulos são importantes para *S. carvachoi* no estabelecimento da associação com *A. estuariensis*, especialmente levando-se em consideração as vantagens obtidas ao associar-se com este último. Além disso, apesar de não haver a utilização destes estímulos entre *G. stomatus* e *A. estuariensis*, conforme já bem registrado na literatura na associação entre camarões e gobídeos, os benefícios adquiridos por *G. stomatus* assemelham-se aos adquiridos por *S. carvachoi*. Estes resultados apontam como estímulos externos controlam um comportamento adaptativo e reforçam a ideia já verificada no primeiro capítulo desta dissertação de que as espécies da família Alpheidae podem ser utilizadas como modelos, desta vez na compreensão dos mecanismos envolvidos no estabelecimento e manutenção das relações simbióticas no ambiente marinho.