

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

*Biologia e Ecologia do camarão-espinho Exhippolysmata
oplophoroides (Holthuis, 1948) (Caridea: Alpheoidea:
Hippolytidae) na Região de Ubatuba, Litoral Norte
Paulista*



Doutorado

Adriane Cristina Araújo Braga

Orientador: Prof. Dr. Adilson Fransozo

BOTUCATU
2006

Biologia e Ecologia do camarão-espinho
***Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948)**
(Caridea: Alpheoidea: Hippolytidae) na região de
Ubatuba, litoral norte paulista

Adriane Cristina Araújo Braga

Orientador: Prof. Dr. Adilson Fransozo

**Tese apresentada ao curso de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas –Área de Zoologia –
Instituto de Biociências da Universidade
Estadual Paulista – UNESP, “Campus de
Botucatu”, como parte dos requisitos para
obtenção do Título de Doutor em Ciências.**

Botucatu – São Paulo

2006

É chegada à hora em que a vida projeta-nos para a conquista de *nossos ideais, concretização do nosso saber, exercício da nossa profissão. Somente se compreende a vida como uma luta constante, onde a esperança do amanhã e a vontade de participar e realizar estejam sempre presentes em cada gesto e atitude. Porque é o desafio que nos difere das demais espécies. A capacidade de pensar, produzir, realizar, guiar nosso futuro pelas nossas mãos.*

O conhecimento é que nos impulsiona e faz-nos chegar a novos horizontes.

À ciência, cabe iluminar os caminhos e fazer brotar o novo gérmen que dará o novo fruto, em abundância.

*E a nós repousa o dever de exercer a
nossa profissão com "Dignidade".*

Dedico este estudo a minha querida
família, em especial....

Aos meus pais, Newton e Cormaria

Aos meus irmãos

E aos meus sobrinhos

... que sempre me apoiaram e me deram
forças para continuar lutando pelos meus

sonhos, incentivando-me a prosseguir na
conquista dessa nova etapa.

Muito obrigada pelo amor e alegria
que sempre transmitiram... Sem vocês nada
disso teria o menor valor. Obrigada por
fazerem parte da minha vida!

Mensagens Especiais

Aos Meus Pais

O momento que vivo agora é fascinante e só
existe porque vocês se doaram em silêncio e
aceitaram a viver comigo o meu sonho.

Presentearam-me com a riqueza do estudo e
fizeram de mim não apenas profissional, mas

sobre tudo ser humano. Compartilharam comigo minhas alegrias e tristezas incentivando-me a prosseguir. A vocês, que num prelúdio de anos me fizeram vida e me ensinaram a vivê-la com dignidade, não basta para expressar meu mais sincero agradecimento. Portanto, ofereço o sorriso que trago agora em minha face, fruto da esperança, da luta e da crença que vocês fizeram brotar em mim a partir de cada gesto de carinho e apoio. Queridos pais, a emoção me cala, ficando a certeza de que hoje ofereço-lhes essa vitória, porque ela vos pertence.

Aos meus Amigos

A todos os meus amigos que de uma forma ou de outra estiveram sempre presentes. Aos velhos e eternos amigos que estão longe nem

por isso distante. Aqueles que nos últimos tempo a vida nos manteve muito próximos, mas esta mesma vida encarrega-se de agora, separar-nos. Entretanto nem o tempo, nem a distância vão apagar as lembranças dos momentos que juntos passamos e a eterna amizade que construimos.

Gente que sonha junto, gente que brinca briga se zanga e perdoa.

Um sentimento forte, mais forte que a morte nos faz ser amigos no riso e na dor.

São assim os amigos que a vida me deu...

Meus Amigos,
minhas Amigas e Eu

Agradecimentos

A **Deus** que incomparável na sua infinita bondade compreendeu os meus anseios e me deu a necessária coragem para atingir os meus objetivos, ofereço o meu provir e peço força para sempre agir com eficiência em meu trabalho e acerto em minhas decisões.

Ao professor **Adilson Fransozo**, pela orientação e confiança que tem depositado desde o meu mestrado. Pelo seu apoio constante que me ajudou a conquistar essa nova etapa e pelos conselhos e ensinamentos que levarei sempre como exemplo para a minha vida científica. Pela ajuda nas coletas e acima de tudo pela sua amizade. O meu sincero agradecimento do qual nunca irei encontrar palavras para demonstrar a minha eterna gratidão!!!

A **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior** (CAPES) pela bolsa de estudo concedida, o que tornou possível a realização deste estudo e a **Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo**

(FAPESP) pelos veículos oferecidos (processo 94/4878-8 e 98/03II34-6) e pelas bolsas de doutorado de Giovana Bertini, Rogério Costa e Lissandra Fernandes-Góes (processo 97/12106-8; 97/12108-6 e 97/12107-0).

Aos amigos **Edson** (Dedinho) e **Djalma** (Passarinho) comandantes da embarcação "Progresso" que foi utilizada para as coletas dos dados de 1998 e 1999, o que tornou possível a realização desta pesquisa. Ao **Guto**, **Michéle Corrêa**, **Lissandra**, **Rogério** (Cebola), **Giovana** e **Adilson** que participaram das coletas realizadas durante este período. Muito Obrigada!!!

A minha eterna amiga **Giovana**, que desde o mestrado não mediu esforços para dividir comigo os seus conhecimentos, me incentivando e apoiando sempre. Entre tantos momentos de desânimo, você me fez enxergar que vale a pena continuar. E hoje eu quero lhe agradecer pelos conselhos e todas as ajudas que me fizeram chegar até aqui. Obrigada!!!

A professora Doutora **Laura López Greco** que mesmo tão distante, a sua presença se fez constante. Obrigada pelo exemplo de profissionalismo, pela ajuda constante e, principalmente, pelo enorme apoio na realização do terceiro capítulo da presente tese. O seu incentivo e sua ajuda foram essenciais para a realização deste estudo. Muito obrigada!!!

A professora Dra. **Daniela Carvalho**, pela sua amizade, pelo incentivo e seu ensinamento, principalmente, no mundo da histologia. Me faltam palavras para expressar a minha gratidão.

A professora Dra. **Maria Lucia Negreiros-Fransozo** por todos os ensinamentos e sugestões, pela sua amizade e pelo seu exemplo de profissionalismo e competência. Também gostaria de agradecer a você e ao professor **Adilson** pelo empréstimo da casa em Ubatuba "Crab House" o que tornou possível a realização deste estudo.

Aos amigos **Tony**, **Patrícia** (Paty) e **Bruna** pelos auxílios nas coletas extras, nas referências e em assuntos diversos, e acima de tudo pela grande amizade e pelos momentos que juntos passamos os quais jamais se apagarão das nossas memórias. Aos novos integrantes do NEBECC, **Kátia**, **Mateus** (Samuca) e **Sabrina**, pelo convívio.

Aos amigos **Tony**, **Gustavo** (Japa), **Patrícia** (Paty) e **Rosana** pelo auxílio nas análises estatísticas. Além disso, gostaria de agradecer ao amigo **Tony** pela ajuda constante nos programas de computador.

As amigas **Aline**, **Bruna**, **Paty** e **Giovana** que estiveram presentes em todos os momentos que necessitei. Obrigada por ter me ajudado a superar a saudade da família e por ter me dado forças para continuar essa luta e conquistar esse novo desafio. Vocês que muitas vezes deixaram os seus afazeres para me ouvir ou até mesmo para me dar uma palavra de estímulo. Vocês que dividiram muitas gargalhadas, palhaçadas, assuntos banais e científicos. Vocês que foram

amigas, companheiras de luta, risos e consolo. Faltam-me palavras pra dizer a tamanha alegria que sinto por vocês existirem e fazerem parte da minha vida. "Amigo é coisa pra se guardar no lado esquerdo do peito, dentro do coração"...

Ao amigo Dr. **Rogério Costa** pelos ensinamentos desde o mestrado, pela ajuda nas coletas e pelas discussões e sugestões da presente tese, principalmente, pela sua amizade e seus conselhos. Muito Obrigada Cebolito!!!

Aos estagiários e amigos, **Anelita** (Eclusa), **Patrícia** (Jorjão), **Yve** (Cólica), **Bruno** (Põe) e **Micheli** (Pitanga) pela ajuda constante e pelos momentos de descontração no laboratório. Principalmente, quero agradecer a "Eclusa", "Põe" e é claro a Jorjão, pela ajuda incondicional em tudo que necessitei.

A todos os **amigos do NEBECC**: Prof. Adilson, Profa. Lucia, Gustavo (Japa), Rafael Gregati (Xuxa), Bruno (Pessoa), Rosana, Aline, Patrícia (Pito), Ricardo,

Bruna, Tony, Jorjão, Eclusa, Põe, Mi, Kátia, Sabrina, Mateus, Fabiano, Grazi, Marila, pela amizade, pelo agradável convívio e por ter contribuído de uma forma ou de outra para a realização deste trabalho. E aos amigos: Fúlvio, Ursulla, Daniela de Oliveira, Allysson, Stella, Nelice, Daniela, Castiglione, Willian, Rafael Mortari, Karine, Emanuelle, Fernanda, Guto, Michéle, que passaram pelo NEBECC e deixaram saudade e um laço de amizade. Adoro vocês!!!

Ao curso de **Pós-Graduação em Ciências Biológicas** - área de Zoologia, Departamento de Zoologia e ao **grupo NEBECC**, por todas as facilidades oferecidas durante a realização deste trabalho.

Ao **departamento de Morfologia** do Instituto de Biociências - UNESP- Botucatu, pelas facilidades obtidas, especialmente, pelo uso do fotomicroscópio. E ao Vicente pela atenção e ajuda dispensado durante o processamento e corte do material para a microscopia de luz.

Aos **funcionários da Pós-Graduação:** Sônia Ciccone, Sérgio Vicentini Maria Helena e Luciane Tobias por todas as facilidades e auxílio oferecidos. E aos funcionários do Departamento de Zoologia: Juliana Ramos, Flávio da Silva, Hamilton Rodrigues e Mário Pisani. Além disso, gostaria de agradecer ao Mário J. Pisani pela confecção dos desenhos utilizados nesta tese e a Juliana pela eficiência e capricho em todos os trabalhos a ela confiados.

Ao **Ministério do Meio Ambiente** - IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis), pela autorização das coletas nos locais.

A professora **Ireni Brito** pela ajuda na revisão gramatical do texto.

Aos *professores* **Valter Cobo** e **Mara Mussury, Tânia Costa** e **Fernando Mantelatto** *pela amizade e pelo apoio constante.*

Aos meus queridos pais "**Newton & Cormaria**", e aos **meus irmãos** que sempre estiveram presentes, cada um com o seu jeito, mas com a mesma intensidade de importância. Vocês são: a minha vida, o meu orgulho e a minha felicidade!!!

Aos **meus queridos sobrinhos** pelos momentos de alegria e descontração e pelo carinho que sempre me proporcionaram. Amo muito vocês... E é claro, como poderia não falar do meu afilhado Cauã, ele que tão pequeno já transmitiu tanta alegria e amor.

A minha amiga **Andréia**, companheira de república, pela paciência, principalmente, nos momentos tão estressantes, e pela força e amizade que tem me proporcionado durante todo esse período de convivência. E ao amigo **Emerson** que com sua alegria contagiante transmitiu muita força e coragem... Adoro vocês!!!

Aos **velhos e eternos amigos**: Lea, Kel, Anamari, Eliane, Egislene, Cirlei, Ana Maria, André, Fran, Fer, Íris, Josi e Lene,

que mesmo longe estiveram sempre presentes. E **aos novos amigos**, Núbia, Tais, Ludy, Melissa, a "turma da Kissassa" e as amigas de Ribeirão Preto, Andréa (Déia) e Renata (Rê) que aqui conquistei. Pelos momentos que juntos passamos, pela amizade que conquistamos e as emoções que compartilhamos.

A Dona **Nida**, Sr. **Guido**, **Rosilena**, **Giovana**, **Luciane**, **Michelle** e **Marielle**, que muitas vezes me acolheram em sua casa com carinho. Obrigada pelo calor familiar que vocês incondicionalmente me proporcionaram durante todos os finais de semanas que tive o prazer de passar com vocês. Obrigada por tudo!!! Quero também agradecer a Dona **Nida**, Dona **Joana** e **Solange**, pela preocupação e pelo carinho que me deram. Obrigada por tudo "minhas mães paulistas"!!!.

E é claro, não poderia deixar de agradecer aos exemplares de ***Exhippolysmata oplophoroides*** que foram sacrificados em prol desta pesquisa.



Sumário



Considerações iniciais

<i>Caracterização dos Caridea</i>	1
<i>Biologia dos Caridea</i>	2
<i>Descrição da espécie em estudo</i>	3
<i>Caracterização da área de estudo</i>	4
<i>Referências bibliográficas</i>	8

Capítulo I: Distribuição espaço-temporal do camarão-espinho Exhippolysmata oplophoroides

(Crustacea: Caridea: Hippolytidae) em três enseadas da região de Ubatuba, litoral norte paulista

<i>Resumo</i>	11
<i>Introdução</i>	12
<i>Material e Métodos</i>	14
<i>Resultados</i>	17
<i>Discussão</i>	27
<i>Referências bibliográficas</i>	32

Capítulo II: Análise morfométrica dos caracteres sexuais secundários de Exhippolysmata

oplophoroides (Holthuis, 1948) (Crustacea: Caridea: Alpheoidea) na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo

<i>Resumo</i>	38
<i>Introdução</i>	39
<i>Material e Métodos</i>	41
<i>Resultados</i>	44
<i>Discussão</i>	48
<i>Referências bibliográficas</i>	52

Capítulo III: Padrão sexual e desenvolvimento gonadal entre as fases macho e fêmea do camarão-
espinho *Exhippolysmata oplophoroides* (Crustacea: Caridea: Alpheoidea: Hippolytidae)

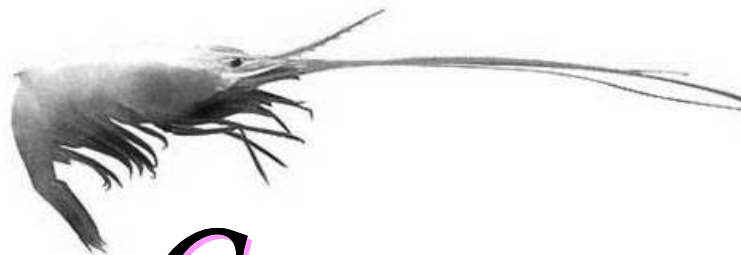
Resumo	57
Introdução	58
Material e Métodos	60
Resultados	62
<i>Análise morfológica das gônadas</i>	65
<i>Descrição Macroscópica</i>	65
<i>Descrição Microscópica</i>	66
Discussão	80
Referências bibliográficas	84

Capítulo IV: Biologia populacional de *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Crustacea:
Caridea: Alpheoidea)

Resumo	89
Introdução	90
Material e Métodos	92
Resultados	94
Discussão	102
Referências bibliográficas	106

Considerações finais	113
-----------------------------	-----

Apêndice	116
-----------------	-----



*Considerações
Iniciais*

1. *Caracterização dos Carídeos*

O grupo Crustacea apresenta uma grande diversidade de organismos entre os Arthropoda, representado pelos mais populares invertebrados bentônicos, como os camarões, as lagostas, os siris e os caranguejos (Bowman & Abele, 1982). Este grupo de crustáceos está representado em quase todas as áreas, desde o equador até as regiões polares, tanto em ambientes marinhos e salobros como nos de água doce e terrestre.

Os Crustacea estão subdivididos em seis classes, 13 subclasses e 47 ordens (Martin & Davis, 2001), sendo a ordem Decapoda a mais representativa deste táxon com cerca de 10.000 espécies descritas, agrupadas em 1.200 gêneros (Bowman & Abele, 1982). Esta ordem compreende um grupo bastante diversificado, cujos representantes possuem múltiplas adaptações e modos de vida muito variados. Williams (1984) e Martin & Davis (2001) reúnem os decápodos em duas grandes subordens:

- ❖ Dendrobranchiata: que compreende a infraordem Penaeidea;
- ❖ Pleocyemata: que são caracterizados pelas infraordens: Stenopodidea, Caridea, Astacidea, Thalassinidea, Palinura, Anomura e Brachyura.

De acordo com Fiedler (2000) existem três grupos de decápodos conhecidos como camarão: os Penaeidea (Subordem Dendrobranchiata), os Stenopodidea e os Caridea (Subordem Pleocyemata). Os Penaeidea possuem brânquias dendrobranquiadas e os três primeiros pereiópodos quelados. As fêmeas não carregam ovos e as larvas eclodem como nauplius. Os camarões Stenopodidea também apresentam os três primeiros pereiópodos quelados, porém suas brânquias são tricobranquiadas. Nos camarões Caridea, somente os dois primeiros pereiópodos são quelados e as brânquias são filobranquiadas. Na época da reprodução ambos os grupos Stenopodidea e Caridea, possuem fêmeas adultas com ovos aderidos aos seus pleópodos e as larvas eclodem como zoea.

Além disso, os carídeos podem ser distinguidos morfologicamente dos outros camarões por apresentarem alongamento da pleura do segundo somito abdominal recobrimo parcialmente as placas do primeiro e do terceiro somitos; a escama antenal mais alargada; o 2º par de pereiópodos geralmente mais espesso e desenvolvido que os demais e o corpo com certa angulação (Bliss, 1990 e Fiedler, 2000).

A infraordem Caridea compreende um grupo bastante significativa da fauna marinha, com aproximadamente 16 superfamílias, 36 famílias e 2.818 espécies (Martin & Davis, 2001; Bauer, 2004) e no Brasil foram registradas cerca de 180 espécies (Melo, comunicação pessoal). As superfamílias Palaemonoidea e Alpheoidea são as mais representativas, destacando as famílias Palaemonidae e Hippolytidae que são as mais estudadas devido à sua abundância e importância econômica.

1. *Biologia dos Caridea*

De acordo com Bauer (2004) a história de um organismo consiste de uma série de adaptações, chamadas de estratégias ou táticas, que promovem o sucesso reprodutivo, no entanto, as estratégias das histórias de vida, principalmente reprodutiva, dos carídeos variam entre as espécies. Assim, o ciclo de vida de um camarão carídeo inicia quando os óvulos são exteriorizados e fecundados e depois de um período de incubação nos pleópodos da fêmea o embrião nasce como uma larva, que fará parte do plâncton e após sofrer uma série de mudas, passam pelo processo de metamorfose, perdendo as características larvais.

Entre os crustáceos, os camarões carídeos apresentam, normalmente, sexo separado (gonocórico) sendo que, aproximadamente, 10 a 15% das 2.818 espécies descritas são hermafroditas protândricas, na qual um indivíduo matura primeiro como macho e com o aumento de tamanho e idade muda de sexo (Bauer, 2001). Além da protândria, outro padrão sexual também descrito para as espécies de Caridea é o hermafroditismo protândrico simultâneo (HPS), ou seja, quando um indivíduo pode reproduzir tanto como macho quanto fêmea (Bauer & Holt, 1998). Para Bauer (2001) as espécies de *Lysmata* são as únicas entre os crustáceos decápodos que apresentam esse padrão sexual, sendo que das 24 espécies descritas, somente sete foram confirmadas possuindo esse tipo de padrão. No entanto, Kagwade (1982) registrou a presença de ovoteste e ducto masculino em indivíduos de fase fêmea de *Exhippolysmata ensirostris* inferindo que, nas espécies desse gênero, também pode ocorrer o hermafroditismo protândrico simultâneo.

De modo geral, o sistema sexual dos camarões carídeos pode ser determinado por meio da influência de alguns fatores, tais como: filogenético (morfológico e

fisiológico), demográfico (densidade de população e padrão distribucional) e o ambiental (habitat, abrigo e predação), os quais, provavelmente explicariam o padrão sexual de vários grupos de organismos (Correa & Thiel, 2003).

2. *Descrição da espécie em estudo*

Exhippolysmata oplophoroides, segundo Williams (1984), apresenta coloração avermelhada, rostro longo, delgado, curvado para cima, porção dorsal contendo uma crista com nove ou dez dentes próximos e um dente um pouco distante da crista; margem dorsal tendo de um a seis dentes e dez a quatorze dentes na margem ventral. Este camarão Hippolytidae apresenta a sua distribuição muito extensa: de Cabo Fear River, Carolina do Norte a Port Arkansas, Texas, Guiana Inglesa até Santa Catarina (Brasil). Esta espécie é conhecida como: cock shrimp (Guyana); kaka (Suriname), camarão vermelho no nordeste do Brasil e no litoral de São Paulo por camarão-espinho devido à existência de um espinho dorsal no terceiro segmento abdominal (Figura 1).

O interesse pela investigação da biologia e ecologia de *E. oplophoroides* surgiu pela necessidade de um estudo mais detalhado para o entendimento do ciclo de vida dessa espécie. No entanto, a importância dessa pesquisa centra, principalmente no fato de ser a espécie de carídeo mais abundante do litoral norte paulista (Chacur & Negreiros - Fransozo, 1998 e Costa *et al.*, 2000), e apesar de não ser um organismo atrativo para fins comerciais, esse camarão-espinho exerce um importante papel ecológico como integrante da cadeia trófica, servindo de alimento para várias espécies de invertebrados e de peixes. Além disso, existem pouquíssimos estudos realizados sobre a biologia dessa espécie, destacando os trabalhos de Chacur & Negreiros-Fransozo (1998) e Fransozo *et al.* (2005) que enfatizaram alguns aspectos biológicos e Negreiros-Fransozo *et al.* (2002) que trabalharam com o primeiro estágio larval.

As atividades de campo referentes ao capítulo I e IV, da presente tese, foram desenvolvidas durante o período de 1998 e 1999 por meio de um projeto de pesquisa que abrangeu a biodiversidade dos Crustacea Decapoda em três enseadas localizadas na região de Ubatuba litoral norte paulista. Por meio desse projeto, financiado pela FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), foi possível a realização de três teses de doutorado (processos nº: 97/12106-8; 97/12108-6 e

97/12107-0), cujos grupos estudados foram: Penaeoidea, Anomura e Brachyura, porém as espécies de Caridea foram depositadas na coleção científica do grupo NEBECC (Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos).

3. Caracterização da área de estudo

Segundo Ab'Saber (1955) o litoral de Ubatuba é caracterizado por uma conformação topográfica que evidencia esporões terminais da serra do mar. Esta geomorfologia reflete em uma área extremamente recortada, com enseadas e baías que contribuem para a existência de faunas particulares, implicando na formação de comunidades distintas.

Esta região, segundo Castro-Filho *et al.* (1987), encontra-se sob o domínio de três correntes marítimas: Água Central do Atlântico Sul (ACAS), Água Tropical (AT) e Água Costeira (AC), que modificam as condições de temperatura, de salinidade e de nutriente durante as estações do ano, além de controlar a estrutura das comunidades bentônicas. O clima é tropical e úmido, com estação chuvosa em janeiro/fevereiro. Os ventos mais frequentes são os do leste e do sudeste, que geram, às vezes, ondas de grande amplitude, modificando, desta forma, a dinâmica de circulação de água (Castro-Filho *et al.*, 1987).

Este estudo abrangeu três enseadas, localizadas na região de Ubatuba, denominadas do norte para o sul, por Ubatumirim, Ubatuba e Mar Virado, que apresentam características fisiográficas distintas, tanto em relação à forma, como na orientação de suas desembocaduras. A enseada de Ubatumirim apresenta a desembocadura voltada para sudoeste, com muitas ilhas e lajes, sendo que as ilhas do Prumirim e dos Porcos Pequenos estão situadas na entrada da enseada, e mais ao norte, encontra-se a Ilha das Couves, com maior extensão. A enseada de Ubatuba está voltada para o leste e apresenta grande estrangulamento, que a divide em duas regiões, a mais externa, com profundidades acima de 10 metros e a interna, marcadamente mais rasa. Já enseada do Mar Virado possui desembocadura larga e voltada para sudoeste (SSE), com a Ilha do Mar Virado situada no lado esquerdo da sua entrada (Mahiques, 1995; Bertini *et al.*, 2001) (Figura 2).

De modo geral, esta tese tem como tema central “Biologia e a ecologia de *Exhippolysmata oplophoroides* (Caridea: Alpheoidea; Hippolytidae) na região de Ubatuba, litoral norte paulista”, sendo subdividida em quatro capítulos, na forma de artigos.

O primeiro capítulo trata da distribuição ecológica do camarão-espinho *E. oplophoroides* nas enseadas de Ubatumirim, Ubatuba e Mar Virado, localizadas na região de Ubatuba, litoral norte paulista. Além disso, foi analisada a influência de alguns fatores ambientais (temperatura, salinidade, matéria orgânica e textura do sedimento) na distribuição dessa espécie.

O segundo capítulo refere-se à análise morfométrica dos caracteres sexuais secundários de *E. oplophoroides*. Este capítulo foi muito importante para o entendimento de alguns aspectos da biologia dessa espécie, principalmente relacionado com o seu padrão sexual.

No terceiro capítulo, foi investigado o padrão sexual de *E. oplophoroides* por meio de análises das características sexuais primárias e secundárias, enfatizando a morfologia macroscópica e microscópica das gônadas e determinando o tipo de hermafroditismo.

O último capítulo abordou a estrutura populacional desse hipolítídeo, abordando o recrutamento de indivíduos jovens na população, além da presença de indivíduos com ovos aderidos aos pleópodos.

Para cada capítulo foram testadas algumas hipóteses, dentre elas, destacam-se:

- ✓ A abundância desse camarão espinho nos diferentes locais, amostrados dentro de cada enseada, é influenciada pelos fatores ambientais atuantes nas três enseadas;
- ✓ Os indivíduos menores de *E. oplophoroides* apresentam características morfológicas masculinas e com o aumento de tamanho essas estruturas se degeneram, evidenciando um hermafroditismo protândrico;
- ✓ *Exhippolysmata oplophoroides* apresenta hermafroditismo protândrico simultâneo, podendo os indivíduos na fase fêmea reproduzir tanto como macho quanto fêmea;
- ✓ A espécie do presente estudo apresenta uma estrutura estável com recrutamento de jovens, reprodução e mortalidade constante.

De modo geral, os objetivos propostos em cada capítulo pretenderam fornecer informações inéditas sobre a espécie estudada, propiciando um melhor entendimento da

biologia e da ecologia, além de fornecer subsídios para determinar o padrão sexual de *E. oplophoroides*. Vale ressaltar que outros estudos sobre a estrutura social, aspectos bioecológicos (variação diurna e noturna e predação) são necessários para complementar o entendimento do ciclo de vida da espécie em estudo.



Figura 1. Exemplar de *Exhippolysmata oplophoroides*.

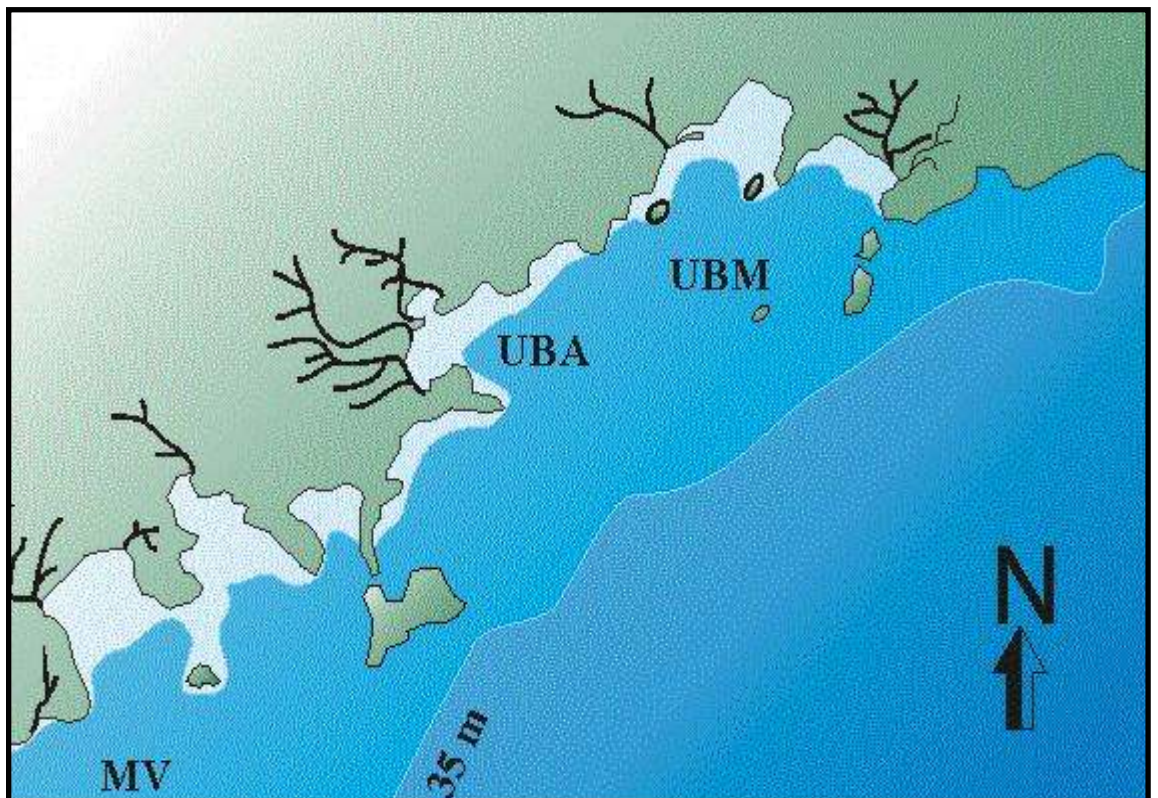


Figura 2. Mapa da região de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo.

4. Referências bibliográficas

- AB'SABER, A. N. 1955. Contribuições à geomorfologia do litoral paulista. *Revista Brasileira de Geografia*. 17 (1): 3-37.
- BAUER, R. T. 2001. Hermafroditismo en camarones: el sistema sexual y su relación con atributos socioecológicos. *Interciencia*. 26 (10): 434-439.
- BAUER, R. T. 2004. *Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans*. University of Oklahoma Press, Norman. Marine Resources Library. 282p.
- BAUER, R. T. & G. J. HOLT. 1998. Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system in the decapod Crustacea. *Marine Biology*. 132: 223-235.
- BERTINI, G.; A. FRANSOZO & R. C. COSTA. 2001. Ecological distribution of three species of *Persephona* (Brachyura: Leucosiidae) in the Ubatuba region. São Paulo, Brazil. *Nauplius*. 9 (1): 31-42.
- BLISS, D. E. 1990. *Shrimps, lobster and crabs. Their fascinating Life Story*. Columbia University Press, New York. 242p.
- BOWMAN, T. E. & L. G. ABELE, 1982. Classification of the recent Crustacea. In: D. E. Bliss. The biology of Crustacea: Sistematic, the fossil record, and biogeography. New York. Vol 1 (pp 1 – 25). Academic Press.
- CASTRO-FILHO, B. M.; L. B. MIRANDA & S. Y. MYAO. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. *Boletim do Instituto Oceanográfico*. 35 (2): 135-151.

- CHACUR, M. M. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 1998. Aspectos biológicos do camarão-espinho *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Crustacea, Caridea, Hippolytidae). *Revista Brasileira de Biologia*. 59 (1): 173-181.
- CORREA, C. & M. THIEL. 2003. Population structure and operational sex ratio in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology*. 23 (4): 849-861.
- COSTA, R. C.; A. FRANSOZO; F. L. M. MANTELATTO & R. H. CASTRO. 2000. Occurrence of shrimp species (Crustacea: Decapoda: Natantia: Penaeidea and Caridea) in Ubatuba Bay, Ubatuba, SP, Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 113 (3): 776-781.
- FIEDLER, G. C. 2000. Sex determination and reproductive biology of two Caridean shrimp genera: *Hymenocera* and *Lysmata*. University of Hawaii. PhD. Dissertation. 220p.
- FRANSOZO, V.; R. C. COSTA; G. BERTINI & V. J. COBO. 2005. Population biology of spine shrimp *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis) (Caridea, Hippolytidae) in a subtropical region, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 22 (4): 1078-1084.
- KAGWADE, P. V. 1982. The hermaphrodite prawn *Hippolysmata ensirostris* Kemp. *Indian Journal of Fisheries*. 28 (1-2): 189-194.
- MAHIQUES, M. M. 1995. Sedimentary dynamics of the bays off Ubatuba, State of São Paulo. *Boletim do Instituto Oceanográfico*. 43: 111-122.
- MARTIN, J. W. & G. E. DAVIS. 2001. *An update classification of the recent Crustacea*. Natural History of Los Angeles County Science Series. 124p.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; J. I. GONZÁLES-GORDILLO & A. FRANSOZO. 2002. First larval stage of *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) obtained in laboratory. *Nauplius*. 10 (1): 67 –

71.

WILLIAMS, A. B. 1984. *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 550p.



Capítulo I

Distribuição espaço-temporal do camarão-espinho

Exhippolysmata oplophoroides (Crustacea: Caridea:

Hippolytidae) em três enseadas da região de Ubatuba,

litoral norte paulista

Resumo

O objetivo deste estudo foi analisar a distribuição espaço-temporal de *Exhippolysmata oplophoroides* nas enseadas de Ubatumirim, de Ubatuba e do Mar Virado na região de Ubatuba, litoral norte paulista, além de verificar a influência dos fatores ambientais na ocorrência dessa espécie. Os indivíduos foram coletados mensalmente, de janeiro/1998 a dezembro/1999, com um barco de pesca equipado com duas redes do tipo “double – rig”. Em cada enseada, as amostras foram obtidas em seis transectos, sendo dois próximos a costeira e quatro paralelos à linha da praia. As amostras de água e sedimento foram coletadas para a análise dos fatores ambientais. Foi obtido um total de 16.158 camarões-espinho. *Exhippolysmata oplophoroides* esteve presente em todos os transectos, mas principalmente no III de Ubatumirim e no V de Ubatuba e Mar Virado, tais locais foram caracterizados por apresentar substrato composto por areia muito fina e silte + argila. Em relação à distribuição temporal, verificou-se uma alta ocorrência nos meses da primavera. De modo geral, pode-se inferir que a distribuição desse carídeo está, provavelmente, relacionada aos fatores ambientais favoráveis ao seu ciclo de vida, sendo a temperatura, a matéria orgânica e o tipo de sedimento os mais determinantes para a sua presença.

Introdução

Os crustáceos decápodos são invertebrados muito comuns no ambiente marinho, com muitas espécies ocorrendo nas regiões tropicais e subtropicais e com uma significativa diminuição em direção as regiões temperadas frias e frias (Boschi, 2000). A ampla distribuição geográfica apresentada pelos Caridea indica uma grande adaptação desse grupo aos diversos tipos de ambientes, os quais habitam regiões marinhas, estuarinas e de água doce (Holthuis, 1952). Segundo Bauer (2004), a família Hippolytidae é uma das mais representativas entre os Caridea, contendo 39 gêneros e 308 espécies descritas, a qual ocorre desde o Hemisfério Norte, particularmente, ao norte do Pacífico, até as águas temperadas frias do Hemisfério Sul. Já na região de águas quentes, estes organismos são bastante numerosos e diversificados, sendo considerados membros muito importantes da fauna tropical, podendo ser encontrados, muitas vezes, em fendas, debaixo de rochas e vivendo em associação com algas e invertebrados sésseis (Bauer, 2004), com fragmentos biodetríticos e em profundidades menores do que 50 metros (Williams, 1965 e 1984).

De acordo com Begon *et al.* (1996), para entender a distribuição e a abundância de uma determinada espécie é preciso conhecer sua história, os recursos que ela requer a taxa individual de nascimento, morte e migração, as interações intra e interespecíficas, além dos efeitos exercidos pelas condições ambientais como: temperatura, salinidade, concentração de poluentes e ph. Além disso, os fatores ambientais são conhecidos como os de maior importância no controle da dinâmica de comunidades, principalmente, em áreas costeiras, as quais sofrem influências consideráveis desses fatores (Warwick & Uncles, 1980).

Dessa forma, as distribuições dos organismos bentônicos podem ser influenciadas por fatores abióticos e bióticos, que possibilitam ou não a presença das espécies, dependendo de sua tolerância a determinados parâmetros (Hebling *et al.*, 1994). Assim, os organismos se estabelecem em áreas onde as condições são as mínimas necessárias para a sua sobrevivência (Ellingsen, 2001).

Alguns autores como Buchanan & Stoner (1988), Ishikawa (1989) e Negreiros-Fransozo *et al.* (1991) enfatizaram que a textura do sedimento pode agir na

distribuição dos organismos bentônicos, podendo favorecer ou limitar a sua presença em uma determinada área.

De modo geral, os estudos relacionados com a distribuição dos carídeos são considerados aspectos ecológicos muito importantes, pois determinando os habitats preferenciais das espécies, torna-se mais fácil compreender a sua relação com os fatores ambientais. No entanto, pouco se conhece sobre os padrões de distribuição desses camarões, podendo mencionar os estudos efetuados por Wenner (1979) que descreveu a distribuição e a reprodução de *Nematocarcinus ensifer* e *N. rotundus*; Siegfried (1980) analisou a abundância sazonal e a distribuição de *Crangon franciscorum* e *Palaemon macrodactylus*; Maciolek (1983) realizou uma revisão da distribuição e da biologia das espécies de Caridea; King (1984, 1987) analisou a distribuição das espécies encontradas no sudoeste das Ilhas do Pacífico; Bauer (1985) verificou a variação sazonal dos carídeos e Ronnback *et al.* (1999) estudaram o padrão de distribuição dos camarões e peixes nos microhabitats do manguezal Pagbilao.

A maioria das informações disponíveis acerca dos camarões carídeos que ocorrem no Brasil consiste em dados sobre a biologia dos carídeos do gênero *Macrobrachium*, por serem abundantes em ambientes de água doce e por apresentarem grande potencial para o cultivo em escala comercial. Assim, várias pesquisas têm sido realizadas sobre o cultivo e manejo dessas espécies, fornecendo subsídios para que as espécies de importância econômica possam ser preservadas e exploradas de forma racional (Rabanal, 1982; Valenti *et al.*, 1987 e 1994).

Para o camarão-espinho *E. oplophoroides* há poucas informações na literatura sobre a sua biologia, sendo que somente Chacur & Negreiros-Fransozo (1998) e Fransozo *et al.* (2005) investigaram alguns aspectos biológicos e Negreiros-Fransozo *et al.* (2002) descreveram o primeiro estágio larval.

O objetivo deste estudo foi analisar a distribuição espaço-temporal de *E. oplophoroides* em três enseadas da região de Ubatuba, litoral norte paulista, bem como verificar a influência de alguns fatores ambientais (temperatura, salinidade, matéria orgânica, textura do sedimento) na distribuição dessa espécie.

Material e Métodos

Os indivíduos foram coletados mensalmente, durante o período de dois anos (janeiro/1998 a dezembro/1999), com um barco de pesca equipado com duas redes de arrasto do tipo double-rig, nas enseadas de Ubatumirim, Ubatuba e Mar Virado, localizadas na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. Em cada enseada as amostras foram obtidas em seis transectos, dois próximos aos costões rochosos perpendiculares à linha da praia e quatro paralelos (Figura 1). A profundidade foi verificada em cada transecto com um ecobatímetro acoplado a um GPS (Global Positioning System).

As amostras de água, de superfície e fundo, foram obtidas mensalmente em todos os transectos de cada enseada, com uma garrafa de Nansen. A temperatura foi mensurada com um termômetro de coluna de mercúrio (°C) e a salinidade (‰) foi determinada por meio de um refratômetro óptico específico.

Para a sedimentologia, o material foi coletado por estação do ano, utilizando um pegador de fundo do tipo Van Veen (0,06 m²). No laboratório o sedimento foi desidratado a 70° C por 72h em uma estufa. Para a análise da textura do sedimento foram separadas 2 subamostras de 50 gramas de cada transecto e, a seguir, adicionou-se 250 ml da solução de 0,2N de hidróxido de sódio, sob agitação por 5 minutos. O restante do sedimento foi novamente seco e submetido ao peneiramento diferencial, de acordo com a escala de Wentworth (1922).

A partir da porcentagem das frações granulométricas de cada transecto, calcularam-se as medidas de tendência central (ϕ -Ø), que são valores correspondendo a 16th, 50th, 84th percentuais para determinar o diâmetro médio do sedimento. Este foi calculado de acordo com a fórmula $Md = (\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84})/3$, posteriormente, as classes de ϕ foram convertidas nas frações granulométricas aplicando $\phi = -\log_2 d$, onde d = diâmetro do grão (mm) (Hakanson & Jansson, 1983 e Tucker, 1988). Dessa forma, as frações granulométricas foram expressas na escala de ϕ (Ø): -1 = $\phi < 0$ (cascalho → CA); 0 = $\phi < 1$ (areia grossa → AG); 1 = $\phi < 2$ (areia média → AM); 2 = $\phi < 3$ (areia fina → AF), 3 = $\phi < 4$ (areia muito fina → AMF) e $\phi \geq 4$ (silte + argila → S+A).

A porcentagem do teor de matéria orgânica, presente no substrato, foi obtida pelo peso livre das cinzas, retirando 3 subamostras de 10g do substrato de cada

profundidade, as quais foram colocadas em cadinhos de porcelana e incineradas a 500°C durante três horas, em uma mufla. Posteriormente, foram retiradas para a obtenção do peso final. Os valores medianos de matéria orgânica e granulometria, das três enseadas amostradas, foram comparados entre si pelo teste de Kruskall Wallis, complementado pelo teste de Student-Newman-Keuls ($\alpha = 0,05$).

Os detalhes da metodologia e os resultados obtidos para os fatores abióticos nas três enseadas da região de Ubatuba, durante o período de estudo, podem ser obtidos no trabalho realizado por Bertini *et al.* (2001).

A abundância do número de indivíduos de *E. oplophoroides* foi anotada para os transectos e meses em cada enseada.

A comparação do número de indivíduos entre os anos, as enseadas, os transectos e as estações do ano, foi realizada mediante a técnica da análise de variância (ANOVA), completada com o teste de comparações múltiplas de Tukey ao nível de significância de 5% de probabilidade. A influência dos fatores ambientais (temperatura, salinidade, matéria orgânica e diâmetro médio do grão) na abundância de *E. oplophoroides* foi avaliada por meio de regressão linear múltipla e, também, comparada com a análise de variância (ANOVA). Os dados foram transformados em log para normalizar a distribuição dos valores satisfazendo as premissas de um teste estatístico (ZAR, 1996).

Os resultados das análises dos fatores ambientais, referentes à temperatura, à matéria orgânica, à salinidade e ao diâmetro médio do grão, foram relacionados com a presença de *E. oplophoroides*. Tais relações consistiram em distribuir os resultados totais obtidos para os fatores ambientais em classes, determinando a porcentagem do número de indivíduos capturados para cada classe dos fatores.

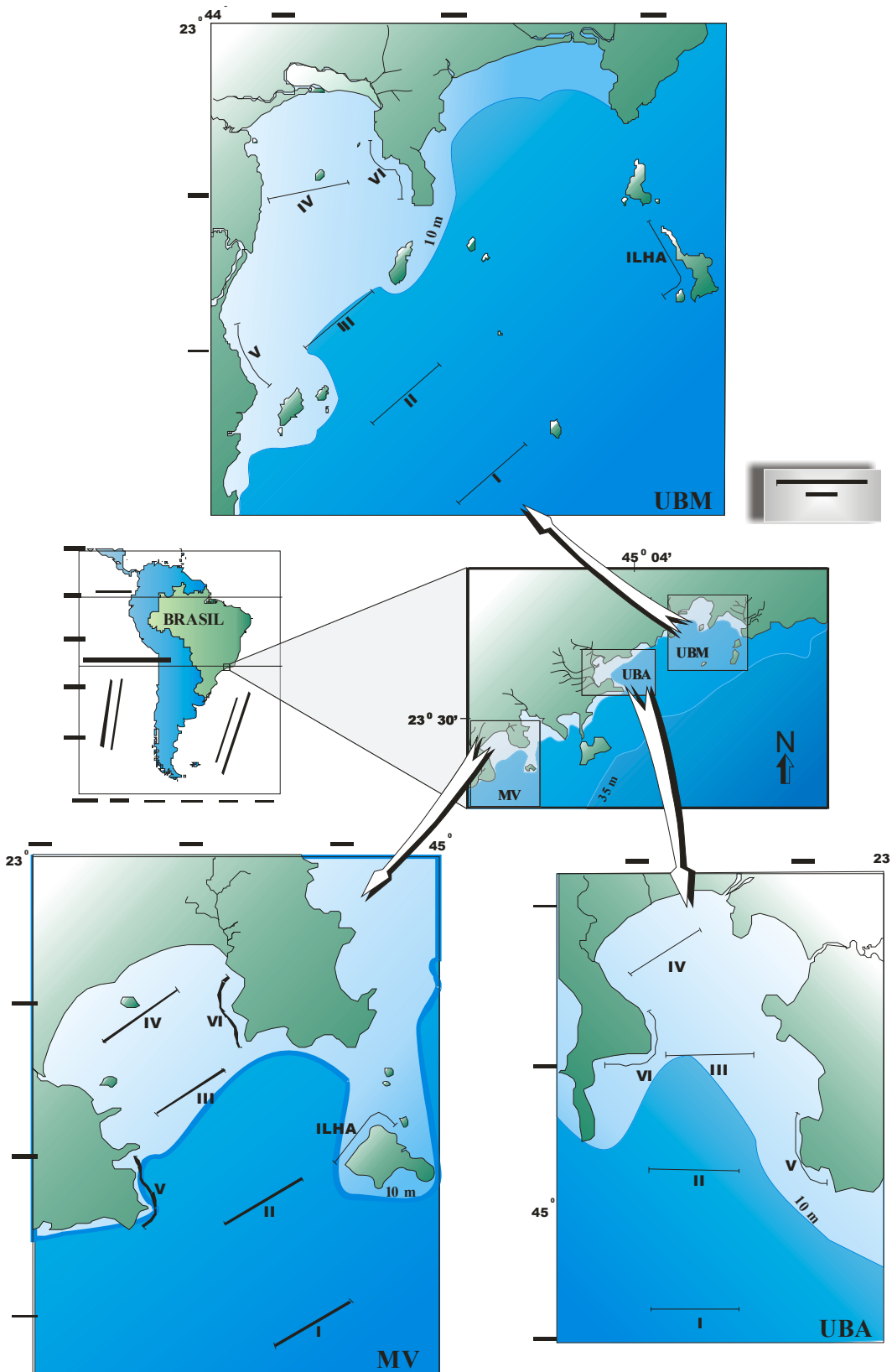


Figura 1. Mapa da região de Ubatuba, com a localização das três enseadas e os transectos amostrados (UBM – Ubatumirim; UBA – Ubatuba e MV – Mar Virado).

Resultados

As variações espaciais e temporais dos fatores ambientais e o número de indivíduos amostrados nas três enseadas durante o período de janeiro/1998 e dezembro/1999, podem ser verificados, respectivamente, nas tabelas (I e II) do apêndice.

De acordo com os resultados deste estudo, observa-se que na figura 2 o diâmetro médio do grão (ϕ), em cada transecto das três enseadas, variou de areia média a silte + argila, sendo que, na enseada do Mar Virado, todos os transectos apresentaram predominância de silte + argila. Para o conteúdo de matéria orgânica presente no substrato, verificou-se uma porcentagem baixa no transecto I das três enseadas e alta no transecto III de Ubatumirim e de Ubatuba e IV do Mar Virado (Figura 2). Os valores medianos do teor de matéria orgânica e do diâmetro médio do grão (ϕ), em cada enseada amostrada, estão representados na tabela I, podendo observar uma diferença estatística para a matéria orgânica ($p=0,269$), sendo registrado o menor valor mediano na enseada de Ubatumirim, já para o ϕ ($p=1,28E-039$) foram verificadas diferenças nas três regiões.

A figura (1) do apêndice representa as variações dos valores médios da temperatura de fundo nos transectos de cada enseada, durante as estações do ano, sendo possível verificar, nas três enseadas, que no verão ocorreu os maiores valores médios. Para a temperatura de fundo, observou-se que não houve diferenças estatísticas entre as três enseadas analisadas (ANOVA, $P < 0,05$).

As variações da temperatura de superfície e de fundo em cada transecto, durante as estações dos dois anos, podem ser verificadas na figura 3, observando uma nítida termoclina até o transecto III nos meses de verão e de primavera.

Durante o período de estudo, foi obtido um total de 16.158 indivíduos, sendo coletados 7.567 no primeiro ano e 8.591 no segundo. A enseada de Ubatuba foi a mais representativa (7.250), seguida do Mar Virado (6.596) e de Ubatumirim (2.312). Tais enseadas foram, significativamente, diferentes entre si em relação ao número total de indivíduos capturados (ANOVA, Tukey $p < 0,05$).

Para o resultado da análise de variância, observou-se que não houve diferença estatística entre os dois anos de coleta (ANOVA, $p > 0,05$). Com relação à distribuição

espaço-temporal, verificada na tabela II, registrou-se a presença de *E. oplophoroides* em todos os transectos e em todos os meses amostrados, sendo possível notar que ao contrário de Ubatumirim e Ubatuba, os transectos I e II, da enseada de Mar Virado, apresentaram uma alta abundância. Além disso, registrou-se uma maior representatividade da espécie em estudo, no mês de outubro (4.701), principalmente, nos transectos III (371) de Ubatumirim, V (1.201) de Ubatuba e I (803) do Mar Virado (Tabela II).

A Tabela III apresenta a distribuição de *E. oplophoroides* por transecto em cada estação do ano, para as três enseadas amostradas, podendo verificar que Ubatumirim e Ubatuba foram mais representadas no segundo ano (1.569, 4.651). O maior número de indivíduos foi observado nos transectos III, V e VI, de ambos os anos, principalmente na primavera.

Na comparação das enseadas em cada transecto, somente a enseada de Ubatumirim diferiu das demais nos transectos II e V, já na comparação dos transectos dentro de cada enseada observou-se que, em Ubatumirim, o transecto III diferiu dos demais por apresentar o maior número de indivíduos e, em Ubatuba e Mar Virado, o transecto V foi o que apresentou o maior número de indivíduos (ANOVA; Tukey $p < 0,05$) (Figura 4).

Em relação à distribuição temporal, observou-se que a maior abundância de indivíduos foi registrada na primavera (9.031), seguida do outono (3.144), do inverno (2.427) e do verão (1.556). Comparando as estações do ano entre as enseadas, observou-se que na enseada do Mar Virado a primavera destacou-se por apresentar um alto número de indivíduos. Já na comparação das estações do ano, dentro de cada enseada, verificou-se que, em Ubatumirim e Ubatuba, o verão diferiu da primavera por apresentar menor número de indivíduos, o mesmo ocorreu no Mar Virado, entretanto, o inverno também diferiu destas estações (Figura 5).

Na figura 6, pode-se observar a distribuição dos indivíduos nas diferentes classes de fatores ambientais. As três enseadas apresentaram predominância de *E. oplophoroides* nas temperaturas de 19 a 22 °C, na salinidade variando de 33 a 35 ‰ e no baixo teor de matéria orgânica (0 --] 4). Em relação ao diâmetro médio do grão (f_i), em Ubatumirim, os indivíduos estiveram em maior número na classe de 3,5 --] 4,5, em Ubatuba foi na de 4,5--] 5,5 e no Mar Virado o predomínio foi na última classe (5,5--] 6,5).

Os resultados da análise de regressão múltipla entre a abundância dos indivíduos e os fatores ambientais, nas três enseadas, foram explicados, principalmente, pelo diâmetro médio do grão (\bar{f}), pela matéria orgânica e pela temperatura de fundo, sendo que a temperatura e a matéria orgânica apresentaram correlação negativa e o \bar{f} positiva. Assim, para as três regiões, o \bar{f} foi estatisticamente significativo. Além disso, no Mar Virado foi verificada uma relação significativa com a temperatura de fundo e a matéria orgânica. A abundância dos indivíduos pode ser explicada, para Ubatumirim, pelo modelo: $y = 2,95 + 1,52 \bar{f}$ ($r^2 = 0,09$; $p = 0,01$; $F = 3,30$) para Ubatuba: $y = 1,06 + 2,81 \bar{f}$ ($r^2 = 0,07$; $p = 0,04$; $F = 2,51$) e para Mar Virado: $y = 7,50 - 3,46 \text{ temp} - 0,76 \text{ matéria orgânica} + 6,35 \bar{f}$ ($r^2 = 0,16$; $p = 7,81 \cdot 10^{-5}$; $F = 6,51$) (onde y é número estimado de indivíduos). Contudo, não foi observada uma correlação significativa da abundância dos indivíduos com a salinidade (Tabela IV).

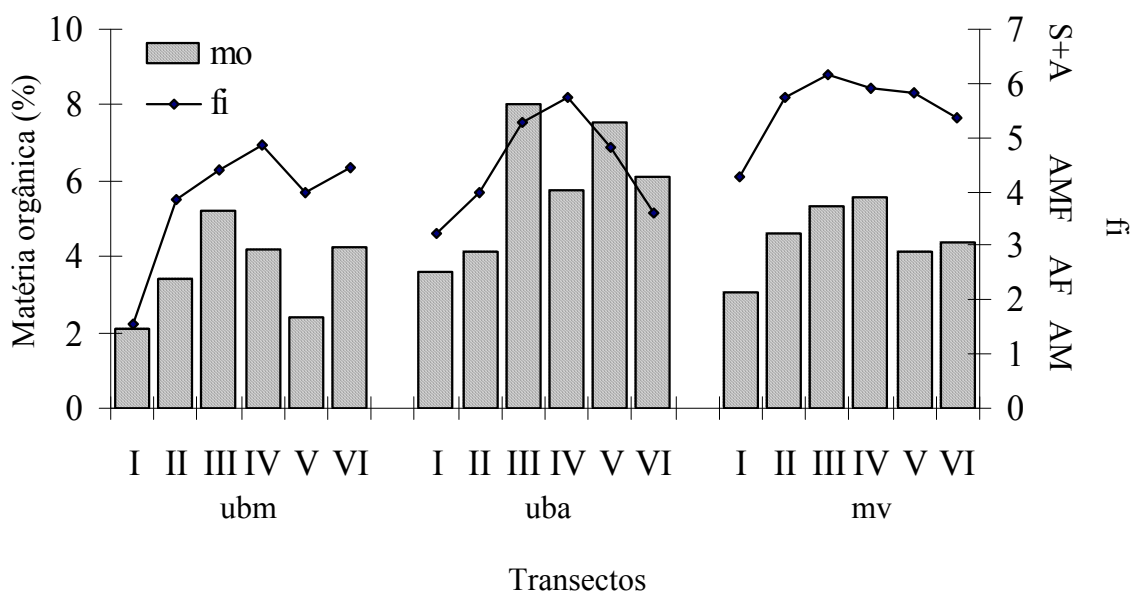


Figura 2. Diâmetro médio do grão (fi) e a porcentagem média de matéria orgânica para cada transecto amostrado nas três enseadas (ubm = Ubatumirim, uba = Ubatuba, mv = Mar Virado; AM = areia média, AF = areia fina, AMF = areia muito fina, S+A = silte + argila).

Tabela I. Estatística descritiva para cada fator ambiental analisado (mo = matéria orgânica e fi = diâmetro médio do grão, min = mínimo, máx = máximo; dp = desvio padrão)

Enseadas	% mo do sedimento			fi (Ø)		
	mediana	média ± dp	min - máx	mediana	média ± dp	min - máx
Ubatumirim	3,30 a	3,6 ± 2,3	0,4 – 10,5	4,2 a	3,9 ± 1,1	1,5 – 4,9
Ubatuba	4,70 b	5,9 ± 4,0	0,7 – 15,4	4,4 b	4,5 ± 0,9	3,2 – 5,7
Mar Virado	4,30 b	4,5 ± 2,8	0,3 – 12,8	5,8 c	5,6 ± 0,6	4,3 – 6,2

(As letras diferentes em cada coluna indicam diferenças estatísticas entre as enseadas)

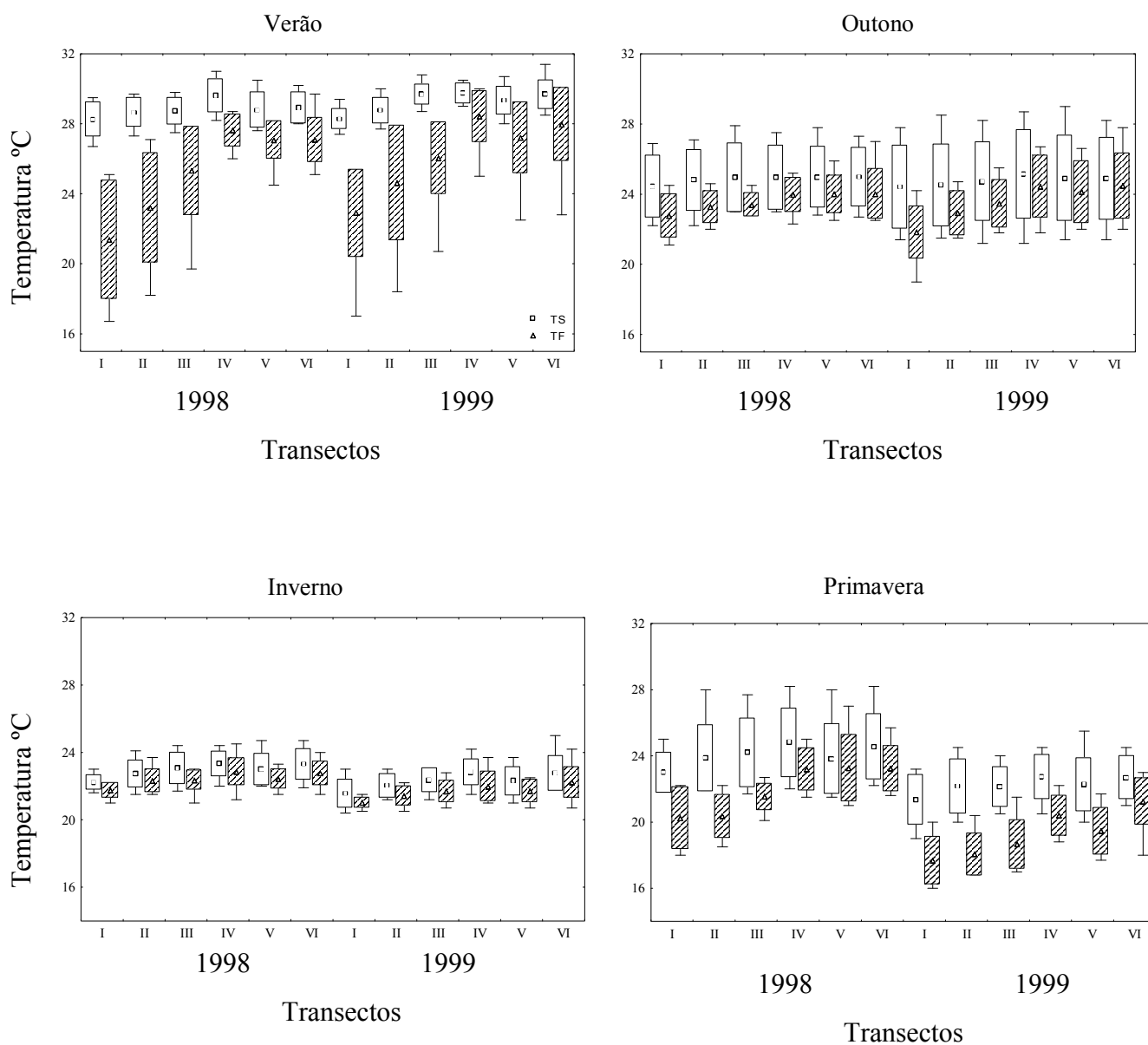


Figura 3. Variações dos valores médios da temperatura de superfície (TS) e de fundo (TF) (°C) por transecto durante as estações do ano nas três enseadas amostradas (box = desvio padrão; linha = valores mínimo e máximo).

Tabela II. Distribuição espaço-temporal do número total de *E. oplophoroides* coletado nos transectos, das três enseadas, durante o período de coleta.

Meses	Ubatumirim						Ubatuba						Mar Virado						Total
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	
Jan	2	0	29	1	0	4	0	0	5	22	198	34	0	0	23	0	2	12	332
Fev	0	0	35	0	12	3	0	3	242	22	122	0	1	36	2	7	141	26	652
Mar	0	0	1	0	8	0	0	1	0	6	538	0	0	1	2	0	14	1	572
Abr	0	8	214	1	61	0	0	2	4	32	587	370	5	26	10	0	158	4	1482
Mai	0	2	17	0	4	0	0	0	2	19	234	16	77	16	52	3	12	2	456
Jun	1	13	344	9	66	0	0	0	10	10	375	73	21	30	55	1	189	9	1206
Jul	0	14	26	0	10	0	0	0	10	0	493	334	0	95	149	27	155	9	1322
Ago	0	2	6	0	70	2	0	0	7	6	16	152	67	63	33	21	34	1	480
Set	7	4	77	0	18	2	4	10	18	44	9	24	100	137	67	5	96	3	625
Out	0	18	371	0	21	29	0	94	32	45	1201	143	803	336	490	196	762	160	4701
Nov	0	2	216	0	248	227	0	3	64	26	568	405	5	158	277	191	490	474	3354
Dez	0	0	52	0	8	47	0	0	54	13	0	548	0	0	37	12	97	108	976
Total	10	63	1388	11	526	314	4	113	448	245	4341	2099	1079	898	1197	463	2150	809	16158

Tabela III. Distribuição total de *E. oplophoroides* por transecto em cada estação do ano, das três enseadas, durante os dois anos de estudo (janeiro/1998 a dezembro de 1999) (St. = Subtotal do número de indivíduos; v = verão, o = outono; i = inverno; p = primavera).

Anos	Transectos	Enseadas															
		Ubatumirim					Ubatuba					Mar Virado					Total
		v	o	i	p	St.	v	o	i	p	St.	v	o	i	p	St.	
1998	I	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	103	102	798	1004	1005
	II	0	20	0	2	22	4	0	0	0	4	7	50	24	410	491	517
	III	4	156	98	242	500	243	11	33	93	380	3	104	30	655	792	1672
	IV	1	1	0	0	2	48	16	21	19	104	4	0	53	156	213	319
	V	12	7	69	64	152	198	1	0	0	199	77	310	196	844	1427	1778
	VI	0	0	1	65	66	34	459	484	935	1912	1	7	4	286	298	2276
Subtotal		17	185	168	373	743	527	487	538	1047	2599	93	574	409	3149	4225	7567
1999	I	2	0	7	0	9	0	0	4	0	4	0	0	65	10	75	88
	II	0	3	20	18	41	0	2	10	97	109	30	22	271	84	407	557
	III	61	419	11	397	888	4	5	2	57	68	24	13	219	149	405	1361
	IV	0	9	0	0	9	2	45	29	65	141	3	4	0	243	250	400
	V	8	124	29	213	374	660	1195	518	1769	4142	80	49	89	505	723	5239
	VI	7	0	3	238	248	0	0	26	161	187	38	8	9	456	511	946
Subtotal		78	555	70	866	1569	666	1247	589	2149	4651	175	96	653	1447	2371	8591
TOTAL		95	740	238	1239	2312	1193	1734	1127	3196	7250	268	670	1062	4596	6596	16158

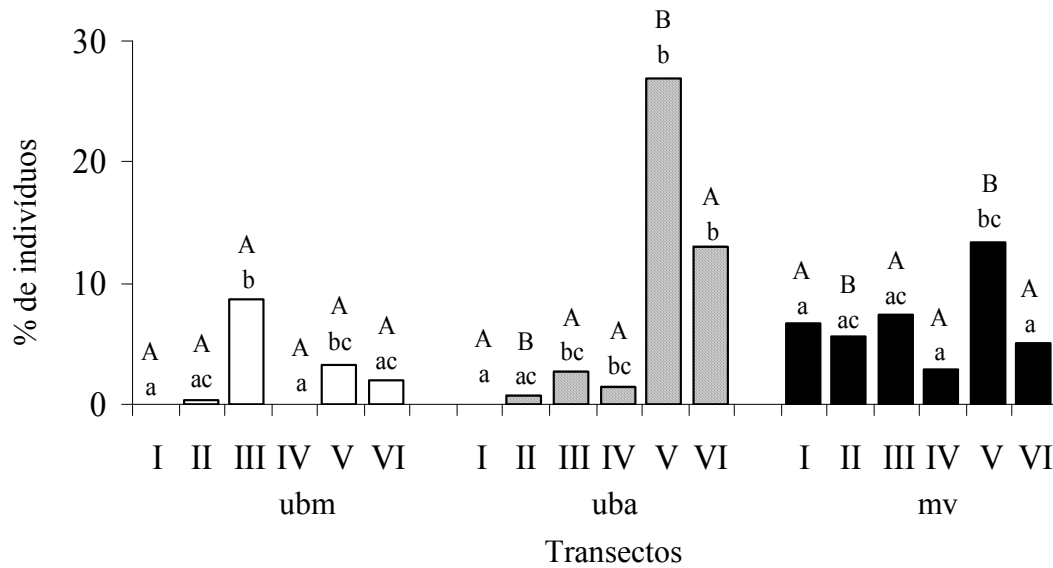


Figura 4. *Exhippolysmata oplophoroides*. Distribuição espacial para cada enseada (Ubatumirim = ubm; Ubatuba = uba e Mar Virado = mv) (Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre as enseadas e em cada transecto; Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os transectos de cada enseada).

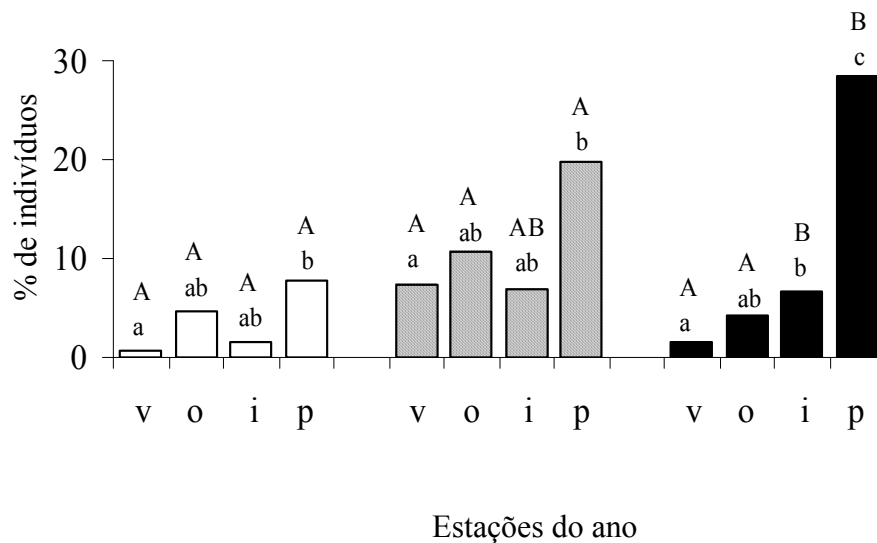


Figura 5. *Exhippolysmata oplophoroides*. Distribuição temporal para cada enseada (Ubatumirim = ubm; Ubatuba = uba e Mar Virado = mv, v = verão, o = outono, i = inverno, p = primavera) (Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre as enseadas e em cada estação do ano; Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre as estações do ano em cada enseada).

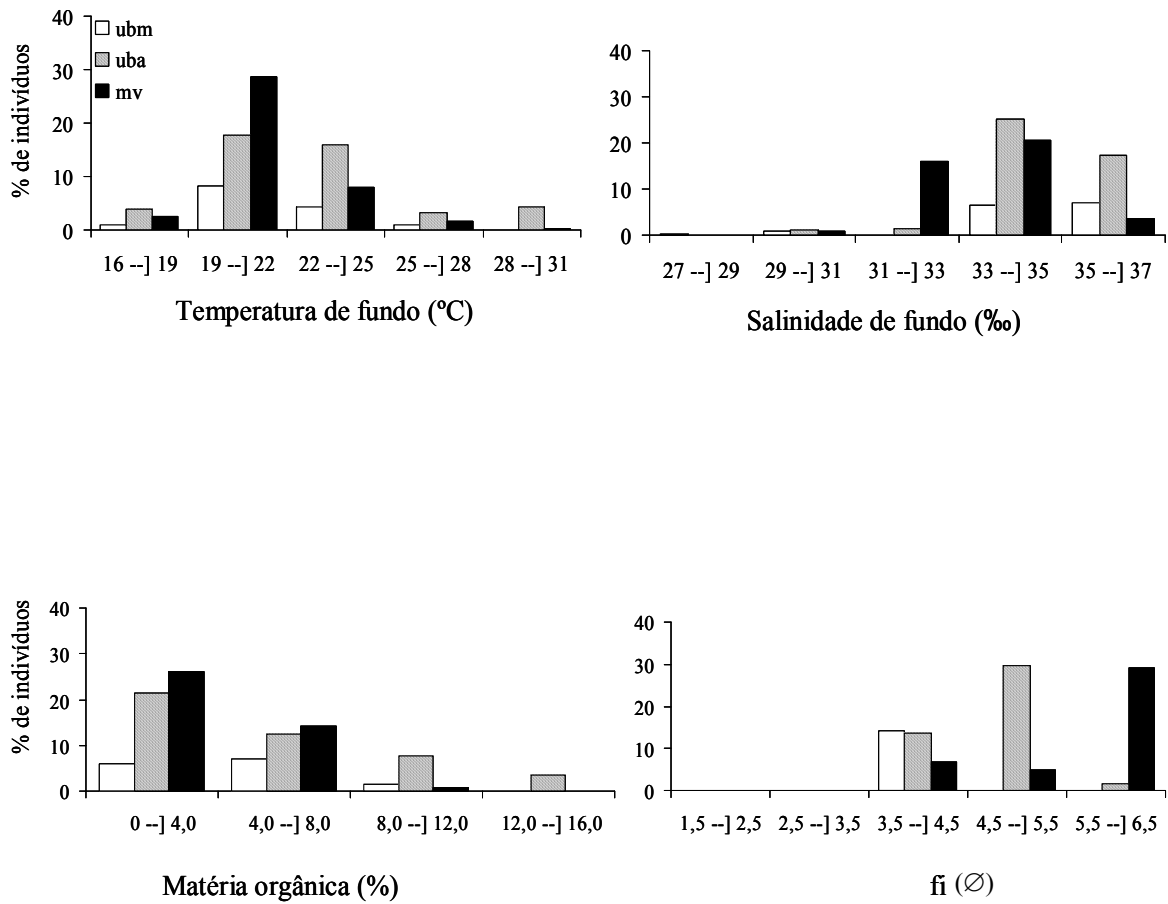


Figura 6. *Exhippolysmata oplophoroides*. Variações percentuais de indivíduos por classe de fatores ambientais analisados no período de estudo (ubm = Ubatumirim; uba = Ubatuba; mv = Mar Virado).

Tabela IV: Análise de regressão múltipla entre a abundância total de *E. oplophoroides* em relação aos fatores ambientais (temperatura, salinidade, matéria orgânica e sedimento = fi), nas três enseadas analisadas (Stat t = valor do teste para cada variável ambiental; coef = coeficiente).

Fatores ambientais	Ubatumirim			Ubatuba			Mar Virado		
	Coef.	Stat t	Valor <i>P</i>	Coef.	Stat t	Valor <i>P</i>	Coef.	Stat t	Valor <i>P</i>
Temperatura de Fundo	-2,10	-1,86	0,07	-1,54	-1,08	0,28	-3,46	-2,52	0,01*
Salinidade de fundo	3,31	0,97	0,33	-0,31	-0,08	0,94	-4,18	-1,22	0,22
Matéria Orgânica	0,25	0,94	0,35	0,19	0,70	0,49	-0,76	-2,50	0,01*
Sedimento – fi	1,52	2,89	0,004*	2,81	2,67	0,01*	6,35	3,91	0,0001*

* $P < 0,05$

Discussão

O litoral de Ubatuba encontra-se, fundamentalmente, sob a influência de três massas de água: Água Central do Atlântico Sul (ACAS), Água Tropical (AT) e Água Costeira (AC). A circulação dessas massas pode ser a causa principal das mudanças ambientais encontradas nestas áreas de estudo. Para Pires-Vanin (1993), a entrada sazonal da ACAS é uma característica ambiental marcante. Como pode ser observado, neste estudo, que durante o verão e a primavera ocorreu uma nítida entrada da ACAS, a qual promoveu uma termoclina bem acentuada nos transectos de I a III, enquanto que no outono e no inverno verificou-se que a temperatura da coluna d'água com a do fundo apresentou-se homogênea.

Para as características sedimentológicas, verificou-se que nas enseadas deste estudo, principalmente as áreas mais internas, apresentaram predominância de areia muito fina e de silte + argila. Isso é reflexo de um baixo hidrodinamismo dentro das enseadas, levando a deposição dos sedimentos mais finos nestas áreas (Mahiques *et al.* 1998). Na enseada do Mar Virado esta característica foi bem mais acentuada, corroborando com os resultados obtidos por Pires (1992) quando mencionou que a região sul da costa norte do Estado de São Paulo é caracterizada por sedimentos finos devido à proximidade da Ilha e do Canal de São Sebastião.

Em relação ao conteúdo de matéria orgânica, foram registrados os maiores valores nos transectos III e IV, principalmente da enseada de Ubatuba, nos quais predominaram as frações granulométricas de areia muito fina e de silte+argila. Estas regiões localizam-se na parte central das enseadas (isóbatas 5 e 10m), sendo que o transecto IV recebe, também, a influência dos rios o que pode acarretar o acúmulo de restos orgânicos provenientes do interior dos estuários, os quais, provavelmente são levados pelas correntes para outras áreas da enseada. De acordo com Burone & Pires-Vanin (2006) esses rios recebem uma grande quantidade de materiais domésticos e de esgoto, provenientes do aumento de turismo e urbanização que tem ocorrido nos últimos tempos na cidade de Ubatuba. Deste modo, infere-se que esses materiais biológicos, provavelmente estejam contribuindo para o enriquecimento orgânico verificado nessas áreas, contrapondo com o baixo teor de matéria orgânica registrado na enseada do Mar Virado, o qual pode ser devido a influência das correntes do Canal de São Sebastião.

De acordo com os resultados deste estudo verificou-se que a maior abundância coletada na enseada de Ubatuba pode ser explicada pelo fato desta ser mais abrigada quando comparada com as outras, o que proporciona maior quantidade de abrigo e de refúgios. Entretanto, a baixa representatividade encontrada na enseada de Ubatumirim pode estar relacionada com a baixa porcentagem de silte e argila registrada nessa enseada. Assim, infere-se que *E. oplophoroides* esteja se dirigindo para a região mais ao Sul do litoral norte paulista onde os sedimentos são mais lamosos. Para Holthuis (1980) essa espécie é encontrada próxima à costa e, freqüentemente, em fundos lamosos e em locais de até 45 metros de profundidade.

Várias investigações (Brandford, 1981, Rulifson, 1981, Somers, 1987, Stoner, 1988; Dall *et al.*, 1990; Fransozo *et al.*, 1992; Mantelatto & Fransozo, 2000 e Bertini *et al.*, 2004) têm apontado que a distribuição espacial dos decápodos pode ser influenciada, principalmente, pela textura e conteúdo orgânico do sedimento. Neste aspecto, vários fatores ambientais como salinidade, temperatura e mudança na textura do sedimento são considerados parâmetros fundamentais para a distribuição espacial e temporal dos decápodos. Dall *et al.* (1990) relataram que a textura do sedimento é um fator ambiental muito importante para as espécies de peneídeos que apresentam o hábito de se enterrar, podendo proporcionar condições para a circulação da água nas câmaras branquiais, quando estes estiverem enterrados.

Para *E. oplophoroides* a maior representatividade foi verificada nos transectos que apresentaram uma grande quantidade de areia muito fina, de silte + argila e de matéria orgânica no sedimento. Esta observação foi confirmada com os resultados da análise de regressão múltipla que evidenciou uma associação significativa dessa espécie com os sedimentos finos. No entanto, apesar da abundância de *E. oplophoroides* ter apresentado uma associação negativa com a matéria orgânica, a presença dessa espécie, principalmente, nos transectos III de Ubatumirim e V de Ubatuba e Mar Virado confirma a sua relação com esse parâmetro ambiental, o qual provavelmente, está servindo como um recurso de alimento para este camarão-espinho ou até mesmo para suas presas. Outro aspecto que pode explicar a ocorrência desses carídeos nesses locais seria a grande diversidade de foraminíferos encontrada na enseada de Ubatuba por Burone & Pires-Vanin (2006), podendo assim sugerir que esses microorganismos estejam, provavelmente fazendo parte da cadeia alimentar desse camarão-espinho, e consequentemente, colaborando com a sua maior ocorrência nessa enseada.

Além disso, outro fator que pode ter contribuído com a alta abundância de *E. oplophoroides* nos transectos V e VI de Ubatuba e Mar Virado foi a grande quantidade de fragmentos biodetríticos como algas, folhas e gravetos encontrados nessas áreas localizadas nas proximidades da região costeira. Alguns autores como Chace (1972), Williams (1984) e Bauer (1985) relataram que as algas são registradas como habitats de proteção para muitas espécies de Caridea. Assim, pode-se inferir que os fatores ambientais atuantes nestes locais, juntamente com os materiais orgânicos que podem promover ambientes mais protegidos são favoráveis ao estabelecimento desse camarão-espinho e à sua permanência nestas áreas.

De modo geral, verificou-se que *E. oplophoroides* esteve presente em quase sua totalidade nas regiões costeiras, sendo que dos 16.158 indivíduos coletados 63,4 % foram registrados nas áreas abrigada e batida. Entretanto, o maior número coletado nesses locais pode ser devido à maior proximidade de costeiras, possibilitando, assim, mais refúgios e sítios de alimentação para essa espécie, como verificado, também, com os *Brachyura* por Bertini *et al.* (2004). De acordo com Wenner & Read (1982), os locais compostos por rochas, esponjas, corais e bancos de algas são de extrema importância para o estabelecimento de muitos crustáceos decápodos.

A menor ocorrência do camarão-espinho registrada no transecto I de Ubatumirim e Ubatuba, provavelmente, está associada com a heterogeneidade dos sedimentos registrada nesta área (Bertini *et al.*, 2001). Já a baixa representatividade dessa espécie no transecto IV das três enseadas, pode ser explicada pelo fato desses locais serem próximos ao continente onde desembocam rios estuarinos. Assim, baseando-se nestes resultados sugere-se que a espécie em estudo apresenta uma baixa tolerância, principalmente, em relação à salinidade baixa e em locais com a fração granulométrica alta e o baixo teor de matéria orgânica, podendo, assim, tais características ambientais, limitar a presença desse camarão-espinho em certos locais.

Em relação à distribuição temporal de *E. oplophoroides*, observou-se uma alta abundância durante a primavera. Deste modo, a migração desses indivíduos nessa época, possivelmente, esteja relacionada com a ação da ACAS que, segundo Pires-Vanin (1993), nesse período penetra com maior intensidade nas camadas mais profundas até locais próximos à costa. Assim, a influência dessa massa de água na abundância dessa espécie pode ser confirmada, principalmente, pela sua alta ocorrência no transecto I, da enseada do Mar Virado, durante o mês de outubro. Dessa forma, infere-se que a dinâmica da ACAS, possivelmente, promoveu a entrada desses

indivíduos, que estão nas proximidades do canal de São Sebastião, para esse local de estudo.

Por outro lado, a baixa ocorrência dessa espécie nos meses do verão, pode ser devida à alta temperatura de fundo registrada nas regiões abrigada e batida, sendo que tais áreas, conforme mencionado anteriormente, foram consideradas preferenciais para essa espécie. Além disso, de acordo com os resultados deste estudo e dos apresentados por Bertini *et al.* (2001), pode-se verificar que essas áreas apresentam profundidades menores que 10 metros e não são influenciadas diretamente pela ACAS. Conseqüentemente, as temperaturas de superfície e de fundo apresentaram-se homogêneas, podendo ainda notar que a temperatura de fundo, nesses locais, oscilou de 22,5 a 29,7 °C, com a sua média variando em torno de 27 °C. No entanto, verificou-se que a maior abundância dessa espécie foi em locais que apresentaram a temperatura entre 19 a 25 °C . Deste modo, infere-se que essa alta temperatura, registrada nesses locais durante o verão pode ter promovido a migração desses indivíduos para outras áreas onde as condições são mais propícias ao seu estabelecimento.

Os resultados desta pesquisa demonstraram informações consideráveis em relação à abundância da espécie coletada nas três enseadas, revelando que a distribuição de *E. oplophoroides*, nessas enseadas, foi influenciada, principalmente, pela temperatura da água de fundo, pela matéria orgânica e pela granulometria do sedimento. Além desses fatores, um conjunto de parâmetros ambientais e biológicos pode estar associado à abundância dessa espécie, sendo que alguns deles, possivelmente, exercem maior ou menor influência na distribuição desse camarão-espinho.

Embora a espécie não seja de importância comercial, é um carídeo bastante abundante no litoral norte paulista e, conseqüentemente, é um membro importante na ecologia de habitats tropicais e um importante integrante da cadeia trófica. Segundo Arntz (1978), as espécies numerosas e constantes são tanto predadoras ativas de outros organismos da cadeia trófica, quanto são altamente predadas, não só por elementos de seu próprio nível trófico, mas de níveis superiores. No entanto, é necessário que se realizem outros trabalhos sobre os fatores ambientais e biológicos que estão relacionados com o seu padrão de distribuição, como variação diurna e noturna e predação, que podem, também, explicar a dinâmica desta população. De acordo com Bauer (1985) o número de carídeos aumenta consideravelmente depois que escurece, sendo tal fato ser devido, provavelmente, das atividades noturnas registradas para algumas espécies deste grupo. Desta forma, a realização de uma série de estudos sobre

os aspectos biológicos dessa espécie é imprescindível para um melhor entendimento do seu ciclo de vida.

Referências bibliográficas

- ARNTZ, W. E. 1978. The “upper part” of the benthic food web: the role of macrobenthos in the Western Baltic. *Rapp. P.v. Reunion du Conseil International pour l'Exploration de la Mer. 173*: 85-100.
- BAUER, R. T. 1985. Diel and seasonal variation in species composition and abundance of caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass meadows on the North coast of Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science. 36* (1): 150-162.
- BAUER, R. T. 2004. *Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans*. University of Oklahoma Press, Norman. Marine Resources Library, 282p.
- BEGON, M.; J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1996. *Ecology. individuals, populations and communities*. Third edition. Blackwell Scientific Publications. 486p.
- BERTINI, G.; A. FRANSOZO & R. C. COSTA. 2001. Ecological distribution of three species of *Persephona* (Brachyura: Leucosiidae) in the Ubatuba region. São Paulo, Brazil. *Nauplius. 9* (1): 31-42.
- BERTINI, G.; A. FRANSOZO & G. MELO. 2004. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Biodiversity and Conservation. 13*: 2185-2207.
- BOSCHI, E. E. 2000. Biodiversity of marine decapod brachyurans of the Americas. *Journal of Crustacean Biology. 20* (2): 337-342.
- BRANDFORD, J. R. 1981. Sediment and the morphometric equation for *Penaeus monodon* and *Penaeus indicus* from the Red Sea. *Estuarine Coastal Shelf Science. 13*: 473-476.

- BUCHANAN, B. A. & A. W. STONER. 1988. Distributional patterns of blue crabs (*Callinectes* sp) in a tropical estuarine lagoon. *Estuaries*. 11 (4): 231-239.
- BURONE, L. & A. M. PIRES-VANIN. 2006. Foraminiferal assemblages in Ubatuba Bay, south-eastern Brazilian coast. *Scientia Marina*. 70 (2): 203-217.
- CHACE, F. A. Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions, with a summary of the West Indian shallow-warter species (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 179p.
- CHACUR, M. M. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 1998. Aspectos biológicos do camarão-espinho *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Crustacea, Caridea, Hippolytidae). *Revista Brasileira de Biologia*. 59 (1): 173-181.
- DALL, W.; B. J. HILL; P. C. ROTH LISBERG & D. J. SHARPLES. 1990. The biology of the Penaeidae. In: J. H. S. Blaxter & A. J. Southward (eds). *Advances in Marine Biology*. Vol. 27. Academic Press. 489p.
- ELLINGSEN, K. E. 2001. Biodiversity of a continental shelf soft-sediment macrobenthos community. *Marine Ecology Progress Series*. 218: 1-15.
- FRANSOZO, V.; R. C. COSTA; G. BERTINI & V. J. COBO. 2005. Population biology of spine shrimp *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis) (Caridea, Hippolytidae) in a subtropical region, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 22 (4): 1078-1084.
- FRANSOZO, A.; M. L. NEGREIROS-FRANSOZO; F. L. M. MANTELATTO; M. A. A. PINHEIRO & S. SANTOS. 1992. Composição e distribuição dos Brachyura (Crustacea, Decapoda) do sublitoral não consolidado na Enseada da Fortaleza, Ubatuba (SP). *Revista Brasileira de Biologia*. 52(4): 667-675.
- HAKANSON, L. & M. JANSSON. 1983. *Principles of lake sedimentology*. Springer-Verlag. 316p.

- HEBLING, N. J.; F. L. M. MANTELATTO; M. L. NEGREIROS-FRANSOZO & A. FRANSOZO. 1994. Levantamento e distribuição de braquiúros e anomuros (Crustacea: Decapoda) dos sedimentos sublitorais da região da Ilha Anchieta, Ubatuba (SP). *Boletim do Instituto de Pesca*. 21: 1-9.
- HOLTHUIS, L. B. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas II. The subfamily Palaemonidae. *In*: Allan Hancock Foundation Occasional Papers. Vol. 12 (pp 1- 396). The University of Southern California Press.
- HOLTHUIS, L. B. 1980. *FAO species catalogue. Shrimps and Prawns of the World*. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fisheries Synopsis, V.1, nº. 125. 231p.
- ISHIKAWA, K. 1989. Relationship between bottom characteristics and benthic organisms in the shallow water of Oppa Bay, Miyagi. *Marine Biology*. 102: 265-273.
- KING, M. G. 1984. The species and depth distribution of deepwater caridean shrimps (Decapoda, Caridea) near some southwest Pacific Islands. *Crustaceana*. 47 (2): 174-191.
- KING, M. G. 1987. Distribution and ecology of deepwater caridean shrimps (Crustacea: Natantia) near tropical Pacific Islands. *Bulletin of Marine Science*. 41 (2): 192-203.
- MACIOLEK, J. A. 1983. Distribution and biology of Indo-Pacific insular Hypogeal shrimps. *Bulletin of Marine Science*. 33 (3): 606-618.
- MAHIQUES, M. M.; M. G. TESSLER & V. V. FURTADO. 1998. Characterization of energy gradient in enclosed bays of Ubatuba region, south-eastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 47: 431 – 446.

- MANTELATTO, F. L. M. & A. FRANSOZO. 2000. Brachyuran community in Ubatuba Bay, Northern Coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Shellfish Research*. 19 (2):701-709.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; A. FRANSOZO; M. A. A. PINHEIRO; F. L. M. MANTELATTO & S. SANTOS. 1991. Caracterização física e química da enseada da Fortaleza, Ubatuba, SP. *Revista Brasileira de Geociências*. 21 (2): 114-120.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; J. I. GONZÁLES-GORDILLO & A. FRANSOZO. 2002. First larval stage of *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) obtained in laboratory. *Nauplius*. 10 (1): 67 – 71.
- PIRES, A. M. S. 1992. Structure and dynamics of benthic megafauna on the continental shelf offshore of Ubatuba, Southeastern Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, 86: 63-76.
- PIRES-VANIN, A. M. S. 1993. A macrofauna benthica da plataforma continental ao largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Publicação Especial do Instituto Oceanográfico*. (10): 137-158.
- RABANAL, H. R. 1982. The fishery for palaemonid species and the need and potential for their culture. In: M. B. New (ed.), Giant prawn farming. (pp: 309 – 331). Amsterdam, Elsevier. 532p.
- RONNBACK, P.; M. TROELL; N. KAUTSKY & J. H. PRIMAVERA. 1999. Distribution pattern of shrimps and fish among *Avicennia* and *Rhizophora* Microhabitats in the Pagbilao Mangroves, Philippines. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 48: 223-234.
- RULIFSON, R. A. 1981. Substrate preferences of juvenile penaeid shrimps in estuarine habitats. *Contributions in Marine Science*. 24: 35-52.

- SIEGFRIED, A. C. 1980. Seasonal abundance and distribution of *Crangon franciscorum* and *Palaemon macrodactylus* (Decapoda, Caridea) in the San Francisco Bay-Delta. *Biological Bulletin*. 159: 177-192.
- SOMERS, I. F. 1987. Sediment type as a factor in the distribution commercial prawn species in the Western Gulf, Australia. *Australian Journal of Marine Freshwater Research*. 38: 133-149.
- STONER, A. W. 1988. A nursery ground for four tropical *Penaeus* species: Laguna Joyuda. *Marine Ecology Progress Series*. 42: 133-141.
- TUCKER M. 1988. *Techniques in sedimentology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 394p.
- VALENTI, W. C.; J. T. C. MELLO & V. L. LOBÃO. 1987. Crescimento de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) do Rio Ribeira de Iguape (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Revista Brasileira de Biologia*. 47 (3): 349-355.
- VALENTI, W. C.; J. T. C. MELLO & V. L. LOBÃO. 1994. Maturacion and growth curves of *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from Ribeira de Iguape River, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 11 (4): 649-658.
- WARWICK, R. M. & J. UNCLES. 1980. Distribution of benthic macrofauna associations in the Bristol Channel in relation to tidal stress. *Marine Ecology Progress Series*. 3: 97-103.
- WENNER, E. L. 1979. Distribution and reproduction of nematocarcinid shrimp (Decapoda: Caridea) from the northwestern North Atlantic. *Bulletin of Marine Science*. 29: 380-393.

- WENNER, E. L. & T. H. READ. 1982. Seasonal composition and abundance of decapod crustacean assemblages from the South Atlantic Bight, USA. *Bulletin of Marine Science*, 32(1): 181-206.
- WENTHWORTH, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology*. 30: 377-392.
- WILLIAMS, A. B. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. *Fishery Bulletin*. 65 (1):1-298.
- WILLIAMS, A. B. 1984. *Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 550p.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3^o edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River. 662p.



Capítulo I

Distribuição espaço-temporal do camarão-espinho

Exhippolysmata oplophoroides (Crustacea: Caridea:

Hippolytidae) em três enseadas da região de Ubatuba,

litoral norte paulista

Resumo

O crescimento relativo dos caracteres sexuais secundários de *Exhippolysmata oplophoroides* foi investigado por métodos de alometria, com intuito de examinar o padrão sexual nessa espécie. Os carídeos foram coletados na região de Ubatuba, litoral norte paulista, e todos os indivíduos foram mensurados, obtendo o comprimento da carapaça (CC), do endopodito do primeiro pleópodo (CEND), da pleura abdominal (CPL), do apêndice interno (CAI) e do apêndice masculino (CAM). Todos os de fase macho possuíam caracteres típicos de machos, incluindo gonóporos masculinos e apêndice masculino bem desenvolvido, enquanto que os indivíduos de fase fêmea apresentaram o apêndice masculino reduzido, com poucos ou sem espinhos, e a pleura abdominal expandida. O tamanho encontrado, para a espécie em estudo, foi de 5,1 a 10,8 mm para a fase macho (FM) e de 9,2 a 16,3 mm para a fase fêmea (FF). Na análise morfométrica, observou-se que as relações CEND vs. CC; CPL vs. CC e CAI vs. CC e demonstraram isometria na fase macho e alometria positiva na fase fêmea, já a regressão CAM vs. CC resultou da alometria negativa para a fase macho e enantometria para a fase fêmea. As relações CAM vs. CC e CPL vs. CC foram as que melhor evidenciaram as mudanças morfológicas que ocorrem nos indivíduos dessa espécie. De acordo com os resultados obtidos observou-se que *E. oplophoroides* desenvolve-se primeiro como macho (FM) e então com o aumento de tamanho mudam de sexo, passando para a fase fêmea (FF). Assim, pode-se inferir que essa espécie apresenta hermafroditismo protândrico e, provavelmente, um hermafroditismo protândrico simultâneo.

Introdução

O crescimento nos Crustacea é um processo descontínuo, com uma sucessão de mudas separadas por intermudas, o qual pode ser expresso pelo aumento do comprimento, do volume, do peso úmido ou do peso seco. Estas modificações apresentam, em algumas estruturas do corpo, um padrão de crescimento diferencial chamado de crescimento relativo, alométrico ou heterogônico (Hartnoll, 1982).

A análise do crescimento relativo para os Decapoda consiste na relação morfométrica que envolve a utilização de duas variáveis, podendo definir o tipo de alometria do crescimento nas diferentes partes do corpo, como os quelípodos, o abdome e os pleópodos, em relação a uma dimensão que expresse o tamanho do animal como um todo. Para Rodrigues (1985), o crescimento relativo pode ser descrito por uma equação matemática, sendo a função potência a mais utilizada, na qual se relacionam as dimensões das partes do corpo.

De acordo com Mantelatto & Fransozo (1992) a morfometria detalhada de uma espécie pode fornecer subsídio para vários tipos de estudos, constituindo-se num parâmetro essencial para o manejo científico. Tais contribuições podem ocorrer, por exemplo, no entendimento de uma comunidade em uma área restrita, como utilizado por Donaldson *et al.* (1981), ou para avaliar os estágios de desenvolvimento em crustáceos (Rohlf & Marcus, 1993) ou ainda podem ser usados na identificação das espécies (Huber, 1985 e Clayton, 1990).

Para Vanini & Guerardi (1988) os estudos do crescimento relativo são frequentemente utilizados para constatar as mudanças nos estágios de desenvolvimento, como por exemplo, o tamanho em que os indivíduos de uma determinada espécie atinge a sua maturidade sexual. A maturidade sexual morfológica representa o início das alterações que ocorrem no crescimento de algumas características secundárias, permitindo sugerir o tamanho em que os indivíduos jovens se torna morfológicamente maduros. De acordo com Hartnoll (1982) a maturidade morfológica pode ocorrer sincronicamente ou não com a maturidade fisiológica, caracterizando-se assim, indivíduos morfológicamente maduros e imaturos fisiologicamente, ou até mesmo em situação inversa.

Outro aspecto que pode ser analisado por meio dos estudos de crescimento relativo é a presença ou ausência de protogenia ou protandria (Thessalou-Legaki, 1989). A mudança sexual de macho para fêmea (protandria) é muito comum nas espécies de carídeos (Bauer, 2000), onde um indivíduo protândrico matura primeiro como macho, o que designa a fase macho (FM) e então muda para fêmea, ou fase fêmea (FF) (Bauer & Holt, 1998). Dessa forma, várias mudanças morfológicas e histológicas ocorrem durante a transição entre os períodos reprodutivos, na qual um indivíduo macho funcional passa a ser uma fêmea (Thessalou-Legaki, 1989).

As mudanças morfológicas que ocorrem nos caracteres sexuais secundários dos carídeos protândricos são comumente utilizadas para identificar o estágio em que um indivíduo de fase macho passa para a fase fêmea. Nesse sentido, o endopodito do primeiro pleópodo dos indivíduos de fase macho muda gradualmente a sua forma pontiaguda para a forma lanceolada nas fêmeas. Já no endopodito do segundo pleópodo, o apêndice masculino degenera até essa estrutura ser totalmente semelhante ao da fêmea (Allen, 1959; Butler, 1964; Haynes & Wigley, 1969).

Os estudos biológicos que tratam da análise do crescimento relativo nas espécies de carídeos são escassos, destacando-se os trabalhos de Nagamine *et al.* (1980), com *Macrobrachium rosenbergii*; Thessalou-Legaki (1989), com *Parapandalus narval*; Valenti *et al.* (1989) com *Macrobrachium acanthurus*; Bauer & Holt (1998), com *Lysmata wurdemanni*; Collins (2001), com *Macrobrachium borellii*; Cartaxana (2003), com *Palaemon longirostris*; Mossolin & Bueno (2003), com *Macrobrachium olfersii* e Bauer & Newman (2004), com *Lysmata californica*.

Neste estudo, a morfologia e o crescimento alométrico dos caracteres sexuais secundários de *E. oplophoroides* como: pleura, endopodito do primeiro pleópodo e os apêndices masculinos e internos, foram analisados com intuito de detectar as mudanças que ocorrem nos indivíduos de diferentes tamanhos e, conseqüentemente, verificar o padrão sexual.

Material e Métodos

Os carídeos foram coletados na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil, com um barco de pesca equipado com duas redes do tipo “double-rig”. Todos os camarões coletados foram conservados em formol a 10% até o momento das análises.

Em laboratório, os indivíduos foram mensurados com um paquímetro (0,01 mm) e as dimensões corpóreas analisadas foram: comprimento da carapaça (CC) que compreende a distância entre a extremidade distal do rostro ao ponto mediano da margem posterior da carapaça, e o comprimento da pleura abdominal (CPL) que corresponde à distância entre o ponto mediano da margem látero-anterior à margem látero-posterior do segundo segmento abdominal (Figura 1).

Os dois primeiros pleópodos foram removidos para realizar as seguintes mensurações: comprimento do endopodito do primeiro pleópodo (CEND) e comprimento do apêndice masculino (CAM) e do apêndice interno (CAI) (Figura 1). Além disso, os pleópodos foram detalhadamente analisados e esquematizados para a observação das estruturas presentes. Tais medidas foram realizadas em um esteriomicroscópio, utilizando-se de uma ocular micrométrica.

Os dados morfométricos obtidos foram plotados em gráficos. O crescimento relativo foi descrito a partir do ajuste dos pontos empíricos à equação alométrica $y = a.x^b$ e, então, as equações foram linearizadas ($\ln y = \ln a + b.\ln x$). O comprimento da carapaça foi utilizado como variável independente (x) e relacionada com as variáveis dependentes (y) (CPL, CEND, CAM, CAI). O “b” da equação é a constante alométrica, que expressa a analogia existente entre duas variáveis. Assim, quando o “b” for maior que 1, é considerado um crescimento alométrico positivo, quando “b” for igual a 1, o crescimento é isométrico e quando o “b” for menor que 1, o crescimento é dito alométrico negativo. Pode ocorrer ainda uma enantometria, nesse caso o “b” apresenta valor negativo, implicando que a variável dependente (y) diminui em tamanho com o crescimento do corpo (Hartnoll, 1982). O valor de “b” foi submetido ao teste t de Student ($H_0: b=1$), com nível de significância de 5%. As inclinações (b) e os interceptos (a) foram analisados por meio da análise de covariância (ANCOVA, $\alpha = 5\%$) (Zar, 1996).

Para determinar o tamanho em que ocorrem as mudanças morfológicas nos indivíduos de fase fêmea de *E. oplophoroides*, efetuaram-se as análises dos programas MATURE I e II (Somerton, 1980 a, b), para a caracterização da taxa de crescimento e para determinar o tamanho em que inicia a maturidade sexual morfológica. Tal procedimento visou encontrar o ponto que demonstra o tamanho em que o indivíduo passa a ser maturo e começa agir como fêmea na população.

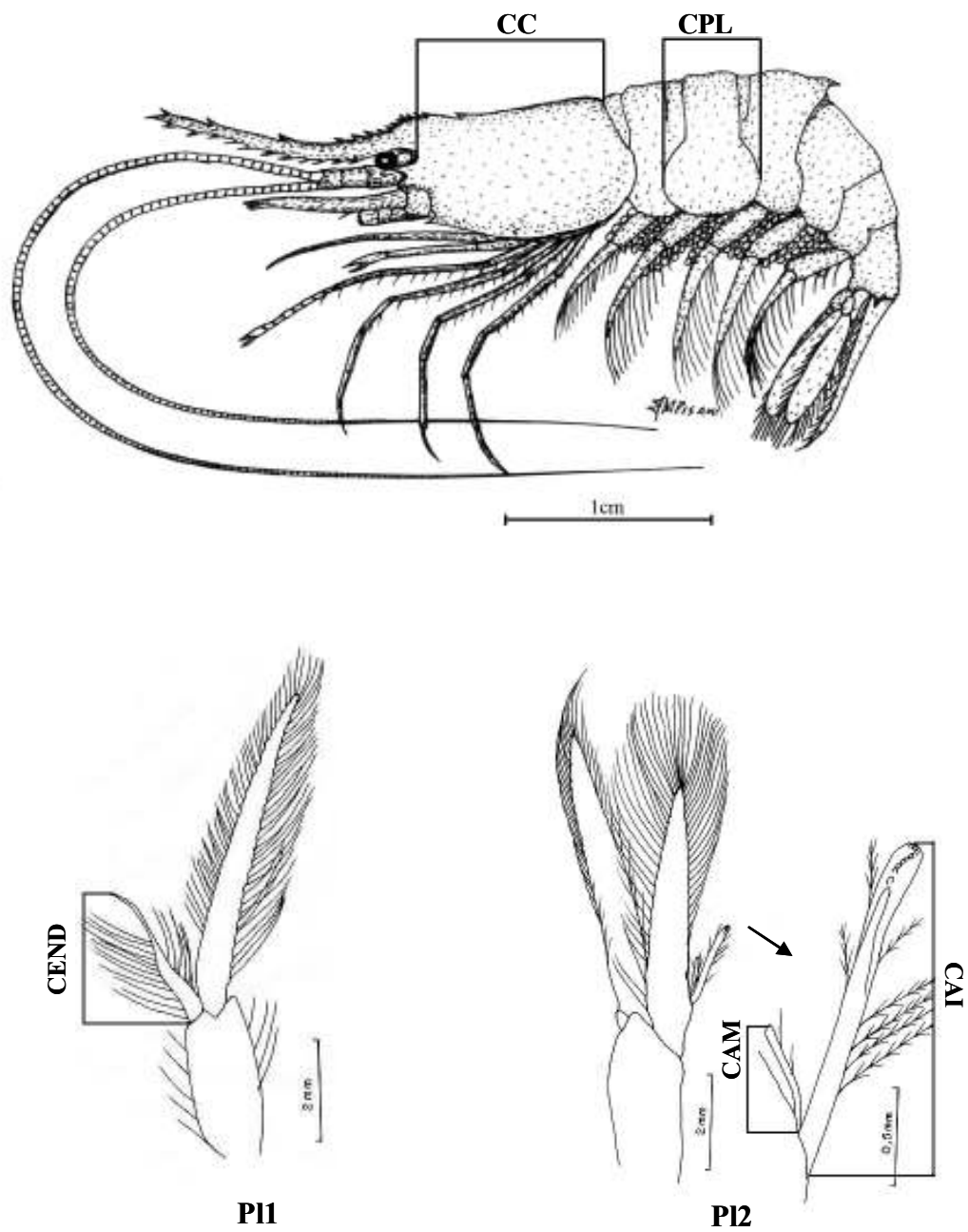


Figura 1. *Exhippolyasma oplophoroides*. Dimensões utilizadas nas análises morfométricas. (CC=comprimento da carapaça; CEND=comprimento do endopodito do primeiro pleópodo; CPL=comprimento da pleura do segundo segmento abdominal; CAI=comprimento do apêndice interno e CAM; comprimento do apêndice masculino).

Resultados

Os caracteres sexuais, observados nos pleópodos de 260 indivíduos, revelaram uma distinção entre os indivíduos de diferentes tamanhos. De acordo com a morfologia dos dois primeiros pleópodos, como ilustrada na figura 2, foi possível determinar a fase macho e a fase fêmea de *E. oplophoroides*. Assim, do total de indivíduos analisados, 89 foram considerados fase macho e 171 fase fêmea (148 fêmeas com ovos e 23 fêmeas sem ovos).

Para o primeiro pleópodo observou-se que nos indivíduos de fase macho o endopodito apresentou-se mais espesso na base e pontiagudo na região apical. Além disso, foram verificadas poucas cerdas na base do endopodito e desprovida na porção apical. Na fase fêmea, a região apical é mais fina e curvada, sendo este apêndice coberto por cerdas. Os endopoditos de ambas as fases não apresentaram cincinuli (Figura 2).

Já o segundo pleópodo dos indivíduos analisados, foi caracterizado pela presença do apêndice masculino (AM) entre o endopodito e o apêndice interno (AI), sendo que nos indivíduos menores o AM foi bem desenvolvido e com bastante espinhos, enquanto que nos maiores, esse apêndice apresentou-se reduzido (Figura 2). O apêndice interno está presente do segundo ao quinto par de pleópodo e provido de cincinuli, como mencionado no capítulo 3. Em todos os indivíduos analisados foi verificada a presença de orifícios genitais na base do terceiro e do quinto par de pereiópodos, características típicas de fêmea e de macho, respectivamente.

Para os parâmetros de regressão (inclinação e intercepto) verificou-se que todas as relações alométricas, para ambas as fases, foram estatisticamente diferentes ($p < 0,05$) (Tabela I).

Para as relações entre a variável independente (CC) e as dependentes (CEND, CPL, CAI), verificou-se um crescimento isométrico para a fase macho e alométrico positivo para a fase fêmea. O apêndice masculino apresentou um crescimento alométrico negativo ($p < 0,05$) na fase macho e uma enantometria na fase fêmea (Tabela I; Figura 3).

O tamanho de *E. oplophoroides* oscilou de 5,1 a 10,8 mm para a fase macho (N = 89) e de 9,2 a 16,3 mm para a fase fêmea (N = 171). As relações morfométricas que melhor evidenciaram as mudanças morfológicas que ocorrem nos indivíduos dessa

espécie foram CAM vs. CC e CPL vs. CC. Nesse sentido, baseando-se no programa MATURE I, verificou-se que a partir de 9,3 mm de CC, para a relação CAM vs. CC, as estruturas dos indivíduos de fase macho são degeneradas até se tornarem semelhantes aos das fêmeas, e para a relação CPL vs. CC ocorreu uma alteração a partir de 9,1 mm de CC (Tabela I).

Tabela I. Resultados da análise de regressão efetuada para os dados morfométricos dos caracteres sexuais secundários de *E. oplophoroides*. Comprimento da carapaça (CC) como variável independente.

Variável	Grupo	N	Função Potência	Equação linearizada	r ²	T ¹ (b=1)	Nível de alometria	Somerton F test	
			Y = a.x ^b	lnY=ln a+b ln x				Valor ² F	Ponto de corte ³
CEND	FM	80	CEND = 0,22 + CC ^{1,08}	lnCEND= -1,15 + 1,08 lnCC	0,85	-1,5 ^{ns}	0	-	-
	FF	117	CEND = 0,19 + CC ^{1,15}	lnCEND= -1,67 + 1,15 lnCC	0,92	-4,8*	+	-	-
CPL	FM	81	CPL = 0,55 + CC ^{0,98}	lnCPL= -0,67 + 0,98 lnCC	0,88	0,5 ^{ns}	0	-	-
	FF	164	CPL = 0,28 + CC ^{1,24}	lnCPL=-0,27 + 1,24 ln CC	0,93	-8,9*	+	47.7	9.1
CAI	FM	89	CAI = 0,18 + CC ^{1,00}	lnCAI=-1,71 + 1,00 ln CC	0,87	-0,08 ^{ns}	0	-	-
	FF	135	CAI = 0,13 + CC ^{1,15}	lnCAI=-2,01 + 1,15 ln CC	0,93	-5,6*	+	-	-
CAM	FM	66	CAM = 0,099 + CC ^{0,89}	lnCAM=-2,29 + 0,89 ln CC	0,61	1,2*	-	92.0	9.3
	FF	115	CAM = 24,5 + CC ^{-1,64}	lnCAM= 3,26 -1,64 ln CC	0,50	15,8*	-	-	-

CC= comprimento da carapaça; CEND = comprimento do endopodito do primeiro pleópodo; CPL = comprimento da pleura; CAI = Comprimento do apêndice interno; CAM = Comprimento do apêndice masculino; FM = fase macho; FF = fase fêmea. N = Número da amostra; 0 = isometria; + = alometria positiva; - = alometria negativa. r² = coeficientes de determinação;

1) Student t-test para H₀: b =1: * significativo (p<0.05); ns=não significativo (p>0.05).

2) Os valores de F correspondem a p<0.05.

3) Tamanho em que inicia as mudanças morfológicas nos indivíduos de fase fêmea, estimado pelo programa MATURE I (baseando-se na relação CPL vs. CC) e nos indivíduos de fase macho estimado pelo programa MATURE I (com base na relação CAM vs. CC) (Somerton, 1980 a, b).

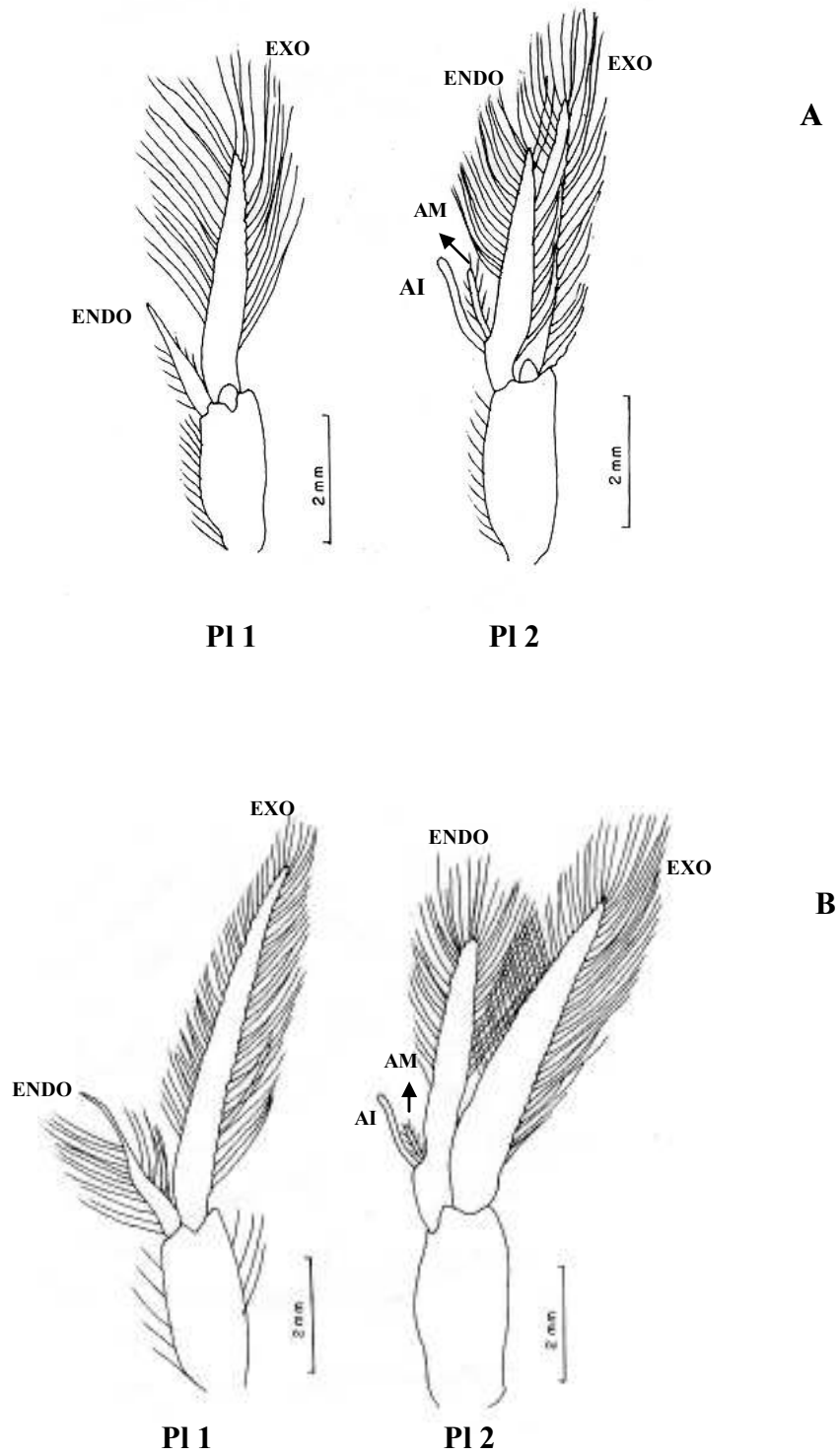


Figura 2. *Exhippolysmata oplophoroides*. Caracteres sexuais secundários do primeiro e do segundo pleópodos dos indivíduos (A) de fase macho-FM e (B) de fase fêmea-FF. (AI= apêndice interno; AM = apêndice masculino; ENDO=endopodito; EXO = exopodito).

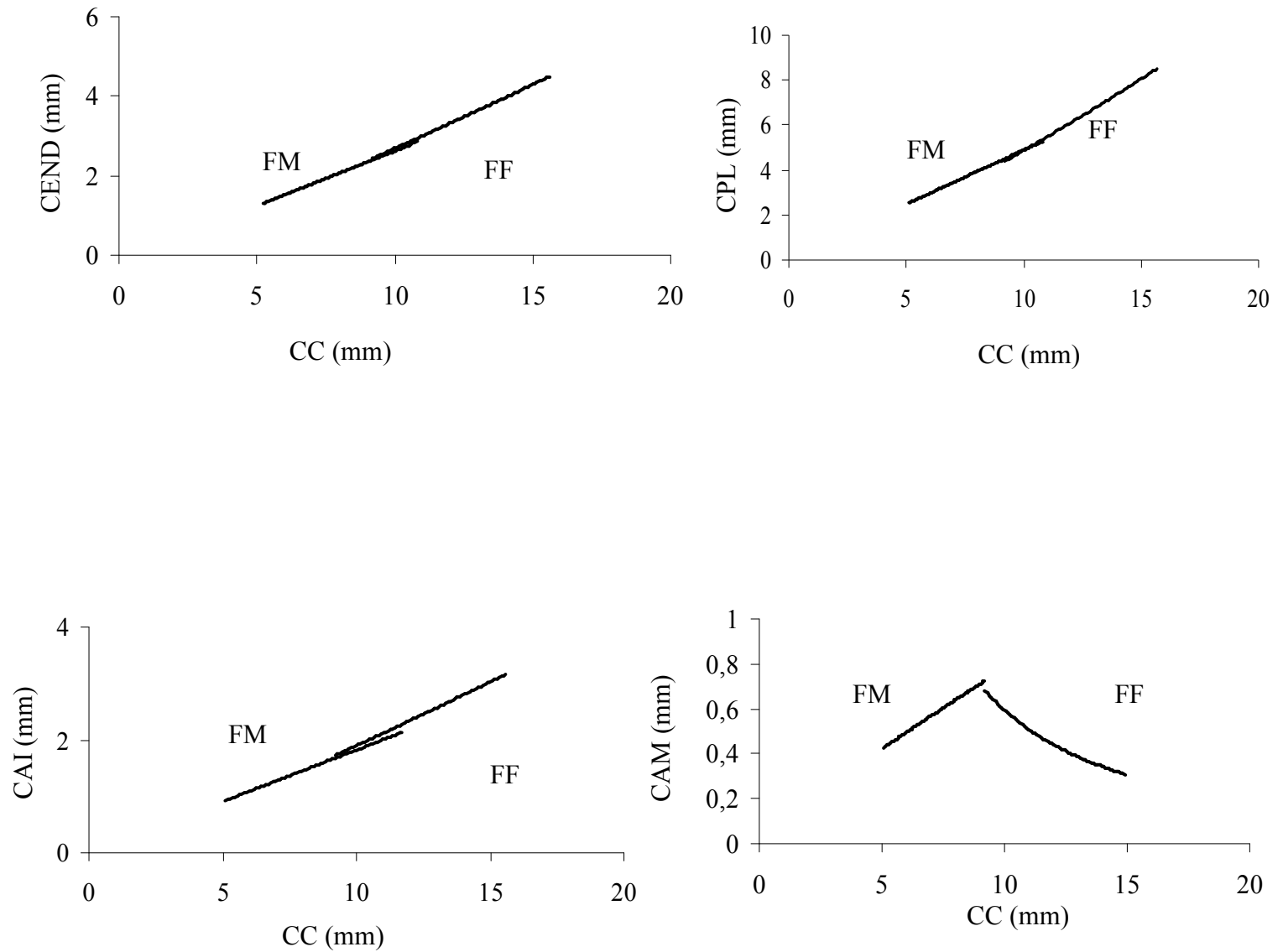


Figura 3. *Exhippolyasmata oplophoroides*. Relações morfométricas entre o comprimento da carapaça (CC) como variável independente com as variáveis dependentes (CEND = comprimento do endopodito do primeiro pleópodo; CPL = comprimento da pleura; CAI; Comprimento do apêndice interno; CAM = Comprimento do apêndice masculino) (FM = fase macho; FF = fase fêmea).

Discussão

Embora a maioria das espécies de Crustacea Decapoda seja gonocórica, a mudança de sexo é muito comum, principalmente, nos Carídeos, sendo que das 42 espécies de decápodos que apresentam protândria 35 pertencem a infraordem Carídea (Bauer, 2000 e Fiedler, 2002).

Segundo Butler (1980) os pandalídeos que apresentam protândria perdem os caracteres sexuais masculinos dos pleópodos durante a transição da fase macho para a fase fêmea. Já no hipolítido *Chorismus antarcticus* ocorre apenas a redução do apêndice masculino com a passagem para a fase fêmea e, se nesta fase os indivíduos não apresentam ovos aderidos ao abdome, o status de fêmea só pode ser confirmado pela abertura e fechamento dos gonóporos feminino e masculino, respectivamente (Mascetti *et al*, 1997).

A estrutura do apêndice masculino de *E. oplophoroides* foi bem nítida nos indivíduos de menores tamanhos (FM), sendo, este apêndice, todo coberto de espinhos. Já os indivíduos de fase fêmea (FF) apresentaram um resquício de AM desprovidos de espinhos e esse vestígio se torna menor ou desaparece com o aumento de tamanho dos indivíduos. Tais resultados corroboram com as observações realizadas para *L. californica* por Bauer & Newman (2004), os quais também verificaram que com o aumento do tamanho dos indivíduos desta espécie ocorre uma diminuição no comprimento e no número de espinhos do apêndice masculino. No hipolíteo protândrico *Thor manningi*, durante a fase macho os indivíduos perdem gradualmente seus caracteres masculinos (apêndice masculino, ducto ejaculatório, parte testicular da gônada) e, conseqüentemente, com o aumento de tamanho aparecem os caracteres sexuais femininos (expansão da flange do pleópodo e das gônadas) para mudar completamente para fêmea (Bauer, 1986).

Muitos autores detalharam a morfologia dos caracteres sexuais masculinos como um método para descrever o padrão sexual nos carídeos. Bauer (1976) e Berg & Sandifer (1984) relataram sobre a importância do primeiro e do segundo pleópodos na transferência dos espermatozoides para a superfície ventral dos indivíduos de fase fêmea. Segundo esses autores, o endopodito do primeiro pleópodo, dos indivíduos de fase macho, auxilia na expulsão dos espermatozoides via gonóporo e então o apêndice

masculino retira os espermatóforos do primeiro pleópodo e deposita na superfície ventral do cefalotórax da fêmea. Zhang & Lin (2004), em seus experimentos com *L. wurdemanni*, observaram que a ablação completa do primeiro pleópodo não afeta na transferência dos espermatóforos.

Em *E. oplophoroides* a maior diferença encontrada na morfologia do primeiro pleópodo, dos indivíduos de fase macho, quando comparada com os hipolítideos *Lysmata seticaudata* e *L. wurdemanni*, foi a ausência do cincinuli no endopodito. Fiedler (2000) também verificou a ausência de cincinuli no endopodito do primeiro pleópodo da fase macho de *Lysmata amboinensis*. Os cincinulis, segundo McLaughlin (1980), são pequenos ganchos encontrados no apêndice interno e têm como função ligar os pares de pleópodos. Bauer (1976) e Bauer & Holt (1998) relataram que, em alguns carídeos de fase macho, o apêndice interno apresenta-se fundido com o endopodito do primeiro pleópodo e o cincinuli é encontrado na margem distal deste endopodito. Bauer (1976) sugeriu que a junção dos endopoditos do primeiro pleópodo via cincinuli auxilia o movimento sincrônico do apêndice até que os espermatóforos estejam colocados adequadamente na superfície ventral da fêmea. Dessa forma, infere-se que a ausência do cincinuli, verificada em *E. oplophoroides*, não afeta o movimento sincrônico do primeiro pleópodo, ou até mesmo, nessa espécie, esse movimento do apêndice não é tão importante na transferência dos espermatóforos, corroborando com os resultados obtidos por Fiedler (2000).

Os indivíduos de fase fêmea de *E. oplophoroides* apresentaram uma maior quantidade de cerdas no endopodito do primeiro pleópodo, quando comparados com os indivíduos de fase macho. Esta observação pode ser explicada pelo fato das fêmeas necessitarem de uma grande quantidade de cerdas para auxiliar na fixação dos ovos, por ocasião da exteriorização da massa de ovos. Fiedler (2000) observou que os indivíduos de FM de *L. amboinensis* apresentaram cerdas em todo endopodito do primeiro pleópodo, diferentemente da fase macho de *L. seticaudata* e *L. wurdemanni* que apresentaram o endopodito totalmente desprovido de cerdas (Charniaux-Cotton, 1959 e Bauer & Holt, 1998).

Com os resultados do crescimento relativo em *E. oplophoroides* foi possível determinar a distinção entre as fases macho e fêmea. Dessa forma, as relações que melhor evidenciaram tal fato foram CPL vs. CC e CAM vs. CC, sendo que as duas relações se completam na distinção das fases fêmea e macho.

Na análise do comprimento do apêndice masculino ficou nítido que durante a fase fêmea este apêndice diminui muito, demonstrando que a partir de 9,3 mm de CC ocorre uma enantometria, ou seja, com o crescimento do corpo ocorre uma diminuição significativa nesse apêndice, sugerindo-se assim o início da fase fêmea sexualmente matura na população. Para Bauer & Holt (1998) quando um indivíduo muda da fase macho para a fase fêmea algumas estruturas sofrem alterações. Assim, com o aumento de tamanho de alguns carídeos, ocorre uma diminuição no apêndice masculino e no número de seus espinhos que são retidos ou totalmente perdidos na fase fêmea. O fato também foi registrado para as espécies do gênero *Lysmata* por Bauer & Holt (1998) e Bauer & Newman (2004).

O resultado da relação CPL vs .CC demonstrou, para os indivíduos de fase fêmea, um aumento considerável no comprimento da pleura do segundo segmento abdominal. Quanto a este aspecto, infere-se que a expansão desta pleura promove uma maior superfície na região ventral do abdome da fêmea, possibilitando uma melhor incubação e proteção dos ovos. Tal fato foi verificado para *Leander squilla* por Höglund (1943) e para três espécies do gênero *Thor* por Bauer & Vanhoy (1996). Para Rudolph (1995) as fêmeas de maior tamanho apresentam uma alta capacidade de produzir e incubar um maior número de ovos.

Existem duas formas para determinar o tamanho da maturidade dos Crustacea Decapoda. A primeira é examinar a extrusão dos ovos e o desenvolvimento das gônadas (Wenner *et al.*, 1974), a outra é por meio da análise das mudanças que ocorrem durante a ontogenia pelo crescimento relativo entre as variáveis morfométricas que indicam o início do processo reprodutivo (Hartnoll, 1982). Com base no crescimento relativo, a relação morfométrica que evidenciou a alteração morfológica sofrida pelos indivíduos de fase macho de *E. oplophoroides* para atingir a fase fêmea foi CPL. Com essa relação foi possível determinar que, a partir 9,1 mm de CC, os indivíduos de fase macho passam para a fase fêmea e se tornam capazes de se reproduzir. Dessa forma, pode-se inferir que quando os indivíduos, da espécie em estudo, passam para a fase fêmea ocorre um aumento significativo no comprimento da segunda pleura abdominal, evidenciando a sua maturidade sexual. No entanto, a isometria encontrada nos indivíduos de fase macho evidencia a pouca importância do crescimento deste carácter sexual secundário nesta fase, enquanto que nas fêmeas, o aumento desta pleura é de suma importância para a formação de uma câmara incubadora para proteger os seus ovos.

De acordo com as evidências morfológicas observadas em *E. oplophoroides*, como a presença dos gonóporos masculino e feminino e do apêndice masculino nas duas fases, pode-se inferir que os indivíduos menores agem como machos e com o aumento de tamanho esta espécie sofre alterações morfológicas, podendo agir funcionalmente tanto como macho quanto fêmea reprodutiva na população. No entanto, observa-se que, com aumento de tamanho, esta espécie, provavelmente, seja hermafrodita protândrica simultânea. Esta conclusão é suposta pelo fato desta espécie apresentar características sexuais secundárias masculinas em ambas as fases.

Kagwade (1982), quando observou a presença de ovoteste e ductos masculinos nos indivíduos de fase fêmea de *Exhippolysmata ensirostri*, propôs que esta espécie é hermafrodita simultânea, podendo os indivíduos se reproduzir tanto como macho quanto fêmea. Assim, os estudos relacionados com o hermafroditismo protândrico simultâneo nos decápodos são importantes para o entendimento da fisiologia reprodutiva dos crustáceos e a evolução do seu sistema social.

No entanto, mais estudos para comparar a morfologia, a estrutura social, as características ecológicas com as espécies de hipolítídeos são necessários para que se possa entender melhor os padrões sexuais conhecidos como hermafroditismo protândrico e o hermafroditismo protândrico simultâneo.

Referências bibliográficas

- ALLEN, J. A. 1959. On the biology of *Pandalus borealis* Krøyer with reference to a population off the Northumberland coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 38: 189-220.
- BAUER, R. T. 1976. Mating behaviour and spermatophore transfer in the shrimp *Heptacarpus pictus* (Stimpson) (Decapoda: Caridea: Hippolytidae). *Journal of Natural History*. 10: 415-440.
- BAUER, R. T. 1986. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. *Biological Bulletin*. 170: 11-31.
- BAUER, R. T. 2000. Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: A unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *Journal of Crustacean Biology*. 20 (2): 116-128.
- BAUER, R. T. & G. J. HOLT. 1998. Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system in the decapod Crustacea. *Marine Biology*. 132: 223-235.
- BAUER, R. T. & W. A. NEWMAN. 2004. Protandric simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata californica* (Caridea: Hippolytidae). *Journal of Crustacean Biology*. 24 (1): 131-139.
- BAUER, R. T. & R. VANHOY 1996. Variation in sexual systems (protandry, gonochorism) and reproductive biology among three species of the shrimp genus *Thor* (Decapoda: Caridea). *Bulletin of Marine Science*. 59: 53-73.

- BERG, A. B. & P. SANDIFER. 1984. Mating behavior of the grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis (Decapoda, Caridea). *Journal of Crustacean Biology*. 4: 417 – 424.
- BUTLER, T. H. 1964. Growth, reproduction, and distribution of pandalid shrimps in British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 21: 1403-1452.
- BUTLER, T. H. 1980. Shrimps of the Pacific coast of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries Aquatic Sciences*. 202:1-280.
- CARTAXANA, A. 2003. Growth of the prawn *Palaemon longirostris* (Decapoda, Palaemonidae) in mira river and estuary, SW Portugal. *Journal of Crustacean Biology*. 23 (2): 251-257.
- CHARNIAUX-COTTON, H. 1959. Masculinisation des femelles de la Crevette à hermaphrodisme protérandrique *Lyasmata seticaudata*, par greffe de glandes androgenes. Interprétation de l' hermaphrodisme chez les Décapodes. Note préliminaire. *Compte Rendu des Séances de l'Académie des Sciences*. 249: 1580-1582.
- CLAYTON, D. A. 1990. Crustacean allometric growth: a case for caution. *Crustaceana*. 58 (3): 270-290.
- COLLINS, P. 2001. Relative growth of the freshwater prawn *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) (Decapoda: Palaemonidae). *Nauplius*. 9 (1): 53-60.
- DONALDSON, W. E.; R. T. COONEY & J. R. HILSINGER. 1981. Growth, age and size at maturity of tanner crab *Chionoecetes bairdii* Rathbun, in the northern gulf of Alaska (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*. 40 (3): 286-302.
- FIEDLER, G. C. 2000. Sex determination and reproductive biology of two Caridean shrimp genera: *Hymenocera* and *Lyasmata*. University of Hawaii. PhD. Dissertation. 220p.

- FIEDLER, G. C. 2002. The influence of social environment on sex determination in harlequin shrimp (*Hymenocera picta*: Decapoda, Gnathophyllidae). *Journal of Crustacean Biology*. 22 (4): 750-761.
- HARTNOLL, R. G. 1982. Growth. In: D. E. BLISS (ed.) The biology of Crustacea: Embryology, Morphology and Genetics. New York. Vol. 2 (pp. 111-196). Academic Press.
- HAYNES, E. B. & R. L. WIGLEY. 1969. Biology of the northern shrimp, *Pandalus borealis*, in the Gulf of Maine. *Transaction of the American Fisheries Society*. 98: 60-76.
- HÖGLUND, H. 1943. On the biology and larval development of *Leander squilla* (L.) forma typica De Man. *Svenska Hydrografisk Biologiska Kommissionens Skrifter*. (Ny Serie Biologi). 6: 1-44.
- HUBER, M. E. 1985. Allometric growth of the carapace in *Trapezia* (Brachyura, Xanthidae). *Journal of Crustacean Biology*. 5 (1): 79-83.
- KAGWADE, P. V. 1982. The hermaphrodite prawn *Hippolyasmata ensirostris* Kemp. *Indian Journal of Fisheries*. 28 (1-2): 189-194.
- MANTELATTO, F. L. M. & A. FRANSOZO. 1992. Relação peso/ largura da carapaça no caranguejo *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calappidae) na região de Ubatuba, SP. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 35 (4): 719 – 724.
- MASCETTI, P.; R. F. REGUERA; L. ALBORNOZ; S. OYARZÚN; M. GORNY & I. WEHRTMANN. 1997. Gonopore development and sex change in the Antarctic shrimp *Chorismus antarcticus* (Caridea: Hippolytidae). *Polar Biology*. 17: 384-388.
- MCLAUGHLIN, P. A. 1980. Comparative morphology of recent Crustacea. W. H. Freeman and Company, California. 1-177p.

- MOSSOLIN, E. C. & S. L. S. BUENO. 2003. Relative growth of the second pereopod in *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*. 76 (3): 363-376.
- NAGAMINE, C; A. W. KNIGHT; A. MAGGENTI & G. PAXMAN. 1980. Effects of androgenic gland ablation on male primary and secondary sexual characteristics in the malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Decapoda: Palaemonidae), with first evidence of induced feminization in a non-hermaphroditic decapod. *General and Comparative Endocrinology*. 41: 423-441.
- RODRIGUES, S. A. 1985. Sobre o crescimento relativo de *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Boletim de Zoologia*. 9: 195-211.
- ROHLF, F. J. & L. F. MARCUS. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*. 8 (4): 129 – 132.
- RUDOLPH, E. H. 1995. Partial protandric hermaphroditism in the burrowing crayfish *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882) (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Crustacean Biology*. 15: 720-732.
- SOMERTON, D. 1980 a. Fitting a straight line to Hiatt growth diagrams: a re-evaluation. *Journal du Conseil International pour l' Exploration de la Mer*. 39: 15-19.
- SOMERTON, D. A. 1980 b. A computer technique for estimating the size of sexual maturity in crabs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 37: 1488-1494.
- THESSALOU-LEGAKI, M. 1989. Allometric growth of male secondary sexual characters and dioecy in *Parapandalus narval* (Decapoda: Pandalidae). *Journal of Crustacean Biology*. 9 (4): 595-600.

- VALENTI, W. C.; V. L. LOBÃO & J. T. C. MELLO. 1989. Crescimento relativo de *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Revista Brasileira de Zoologia*. 6 (1): 1-8.
- VANINI, V. & F. GUERARDI. 1988. Studies on the pebble crab *Eriphia smithi* Macley, 1838 (Xanthoidea, Menippidae): patterns of relative growth and populations structure. *Tropical Zoology*. 1: 203 -216.
- WENNER, A. M.; C. FUSARD & A. OATEN. 1974. Size at onset of sexual maturity and growth rate in crustacean populations. *Canadian Journal of Zoology*. 52: 1095-1106.
- ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. 3^o edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River. 662p.
- ZHANG, D. & J. LIN. 2004. Fertilization success without anterior pleopods in *Lysmata wurdemanni* (Decapoda: Caridea), a protandric simultaneous hermaphrodite. *Journal of Crustacean Biology*. 24 (3): 470-473.



Capítulo III

*Padrão sexual e desenvolvimento gonadal entre as
fases macho e fêmea do camarão-espinho*

Exhippolysmata oplophoroides (Crustacea: Caridea:

Alpheoidea: Hippolytidae)

Resumo

O propósito desse estudo foi analisar as características sexuais primárias e secundárias de *Exhippolysmata oplophoroides*, enfatizando a morfologia macroscópica e microscópica das gônadas para determinar o padrão sexual dessa espécie. Os carídeos foram coletados, mensalmente, durante o período de junho/2005 a maio/2006, na região de Ubatuba, litoral norte paulista. Foi obtido um total de 454 indivíduos. Morfologicamente, verificou-se que os indivíduos menores apresentaram características típicas de carídeos machos: como apêndice masculino (AM) bem desenvolvido e com espinhos, enquanto que os indivíduos de fase fêmea tiveram o AM reduzido e sem espinhos e quase todos apresentaram ovos aderidos ao abdome. No entanto, a ocorrência de indivíduos com larvas próximas a eclosão e com ovário bem desenvolvido, durante todo o período amostrado, indica que *E. oplophoroides* apresenta uma reprodução contínua. Além disso, foi observado que a maioria dos indivíduos possuía gonóporos masculino e feminino, gônada ovoteste e ducto ejaculatório. De modo geral, a presença dessas características e das análises morfológicas e histológicas das gônadas, nas quais foi possível verificar a presença de espermatozóides e óvulos maduros na gônada de um mesmo indivíduo de *E. oplophoroides*, pode-se inferir que essa espécie apresenta um hermafroditismo do tipo protândrico simultâneo.

Introdução

O sistema sexual tem sido estudado em muitas espécies de crustáceos (Hazlett, 1975; Salmon, 1983; Bauer & Martin, 1991; Christy & Salmon, 1991), de insetos (Thornhill & Alcock, 1983) e de vários grupos de vertebrados (Emlen & Oring, 1977; Wilczynski & Ryan, 1992). Em Crustacea Decapoda, a maioria das espécies é gonocórica, porém, o hermafroditismo seqüencial é bastante comum entre as espécies de Caridea (Bauer, 2000).

Hermafroditismo seqüencial refere-se ao fato de que quando um indivíduo muda de sexo, em uma determinada época da sua história de vida, ou seja, se o sexo inicial for macho, a condição é conhecida como protândria e se a situação for inversa é chamada de protogenia (Warner, 1975). A forma de hermafroditismo, previamente descrita nos carídeos é a protândria, na qual os indivíduos maturam primeiramente como machos, e com o aumento de tamanho e idade mudam de sexo (Charniaux-Cotton, 1975, Bauer, 1986 e 2000).

De acordo com Charniaux-Cotton & Payen (1985) e Bauer (1986), o hermafroditismo protândrico tem sido observado em algumas espécies de Decapoda pertencentes às infraordens: Penaeidea, Anomura e Caridea. Das 42 espécies de decápodos conhecidas por apresentar este tipo de sistema sexual protândrico, 35 são carídeos (Fiedler, 1998, 2002 e Bauer, 2000) pertencentes às famílias: Campylonotidae, Crangonidae, Hippolytidae, Pandalidae e Processidae (Noel, 1973; Bauer, 2004).

O padrão sexual pode variar muito entre os gêneros de Caridea, tal como acontece em *Pandalus* e *Pandalopsis*, os quais apresentam a população inteiramente representada por espécies hermafroditas protândricas (Bauer, 1986). Porém, esse padrão sexual pode ser mais complexo, como, por exemplo, quando ocorre, em uma determinada população, uma mistura de indivíduos protândricos e de fêmeas primárias, as quais maduram como fêmeas sem passar por uma fase macho, sendo que o fato foi relatado para as espécies *Pandalus jordani*, *P. borealis*, *P. eous*, *P. montagui* e *P. danae* (Butler, 1980; Bergström, 2000). No entanto, outra variação de protândria pode ser encontrada nos carídeos *Thor manningi* e *Athanas kominatoens*, como mencionado respectivamente, por Bauer (1986) e Nakashima (1987), onde 50% da população são

compostas de hermafroditismo protândrico e 50% estão constituídas por machos primários que nunca mudam para a fase fêmea.

A família Hippolytidae apresenta várias espécies que exibem protândria sendo essas pertencentes aos gêneros *Thor*, *Lysmata* e *Exhippolysmata* (Sukumaram, 1981; Policansky, 1982; Bauer, 1986). No começo do século passado, Spitschakoff (1912) descreveu o sistema reprodutor do carídeo *Lysmata seticaudata* e observou que a gônada dessa espécie era composta por uma região anterior ovariana e por uma posterior testicular, sendo, tal condição, típica de uma gônada ovoteste. Além disso, o autor verificou que a parte testicular, dessa espécie, é ativa durante a fase macho e a parte ovariana durante a fase fêmea, concluindo-se assim que o sistema sexual de *L. seticaudata* seria do tipo hermafrodita protândrico. Posteriormente, Berreur-Bonnenfant & Charniaux-Cotton (1965) efetuaram a histologia das gônadas de *L. seticaudata* e confirmaram que ao contrário dos outros carídeos com protândria, a região testicular e os ductos masculinos do ovoteste são retidos durante a fase fêmea e que a produção de espermatozóides se mantinha durante essa fase.

Para Bauer (2000) quando um indivíduo de fase macho funciona somente como macho e, então, após alcançar um tamanho que seja suficientemente capaz para a produção de embriões, esse indivíduo muda para a fase fêmea e pode funcionar tanto como macho quanto fêmea, sendo considerado um hermafrodita protândrico simultâneo (HPS).

Este estudo visa analisar as características sexuais primárias e secundárias de *E. oplophoroides*, enfatizando a morfologia macroscópica e microscópica das gônadas com o propósito de determinar o padrão sexual dessa espécie.

Material e Métodos

Os indivíduos foram coletados mensalmente, entre os meses de junho de 2005 a maio de 2006, com um barco de pesca equipado com duas redes de arrasto do tipo double-rig, na enseada de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo. Todos os camarões coletados foram conservados em formol a 10% até o momento das análises.

No laboratório os indivíduos foram mensurados com um paquímetro (0,01 mm) na região do comprimento da carapaça (CC) e em seguida foram registradas as características sexuais secundárias como a presença ou ausência de cincinuli (região com ganchos) no endopodito do primeiro pleópodo, a presença de espinhos no apêndice masculino do segundo pleópodo, a morfologia dos pleópodos e a abertura dos gonóporos feminino e masculino localizada, respectivamente, no 3º e 5º pares de pereiópodos, utilizando-se de um estereomicroscópio. Além disso, foi anotada a presença de indivíduos com ovos aderidos aos pleópodos e, em todos os indivíduos, foi efetuado um esfregaço da ampola terminal e do testículo, com o intuito de verificar a presença de espermatozóides.

Posteriormente, os carídeos foram dissecados para a análise da morfologia da gônada, dos ovidutos e dos vasos deferentes, sendo que para o desenvolvimento gonadal, foram anotadas as variações na sua morfologia, tais como: cor, tamanho e consistência. Para o grau de desenvolvimento da massa de ovos, estabeleceram três estágios de desenvolvimento (inicial, intermediário e final) segundo a metodologia modificada por Boolootian *et al.* (1959).

Para a análise histológica das gônadas em microscopia de luz uma amostra foi separada e removida para subsequente preparação das gônadas. Assim, os indivíduos foram dissecados sob estereomicroscópio pela região dorsal anterior, e as gônadas foram identificadas e pré-fixadas com a solução fixadora Karnovski (glutaraldeído 2%, paraformaldeído 4% em tampão fosfato 0,1 M pH 7,3). O material então foi mantido no fixador por 24h, antes de seguirem os diferentes processamentos para a análise morfológica.

Após a fixação, as gônadas foram preparadas para a análise histológica em cortes convencionais, as quais foram submetidas à técnica de inclusão em metacrilato-glicol (historresina JB 4 da Polysciences), seguindo o protocolo:

1. Desidratação em álcool 70% (8 – 15 minutos) e 95% (2 horas);
2. Processo de infiltração em mistura de 1:1 de resina sem catalisador e álcool 95% (5 horas);
3. Infiltração em resina com catalisador em temperatura ambiente (24 horas);
4. Inclusão do material em resina com catalisador;
5. Polimerização em estufa à 37°C (24 horas).

Após esses processos, foram efetuados os corte de 3µm e, posteriormente, submetidos à seguinte coloração, para a análise convencional: Hematoxilina-Eosina, H. E. (Pearse, 1972). Imersão dos cortes em solução de Hematoxilina por 15 minutos, lavagem em água corrente por 7 minutos, imersão em solução de Eosina por 7 minutos e lavagem em água corrente (7 minutos).

A espermatogênese foi subdividida em quatro estágios de acordo com o registro de Hoffman (1972): espermatogônia, espermatócito, espermatíde e espermatozóide. Já para a oogênese, a subdivisão dos estágios de desenvolvimento baseou-se na classificação feita por Okumura *et al.* (2004): oogonia, oócito pré-vitelogênico e oócito vitelogênico. Os estágios de desenvolvimento gonadal, durante as fases macho e fêmea, foram determinados pela presença dos diferentes estágios da espermatogênese e da oogênese, respectivamente.

Para os caracteres sexuais primários foi anotada a presença (+) ou a ausência (-) dos oócitos (pré-vitelogênico e vitelogênico) e espermatozóides. Para a presença foi considerada uma escala qualitativa correspondente a cada caracter sexual primário: (+) gônadas com pouca quantidade de oócitos e espermatozóides. (++) gônadas com metade de seu volume ocupado pelos oócitos e espermatozóides. (+++) gônadas totalmente preenchidas pelos oócitos e espermatozóides.

Resultados

Foi coletado um total de 454 indivíduos. Morfologicamente, foi verificado que a maioria dos indivíduos possuiu os gonóporos masculino e feminino, exceto abaixo que 5,9 mm de CC.

Nos orifícios genitais foram registradas cerdas ao seu redor, no entanto, nos indivíduos de fase fêmea a quantidade era bem mais significativa quando comparada com o de fase macho. Os indivíduos de fase macho exibiram apêndice masculino bem desenvolvido com espinhos, enquanto que os de fase fêmea tiveram o apêndice masculino reduzido e com pouco ou sem espinhos. A presença de cincinuli foi registrada somente nos endopoditos do segundo ao quinto par de pereiópodos, sendo ausente no primeiro (Figura 1).

Alguns carídeos que portavam ovos aderidos ao abdome ou até mesmo que apresentaram a região ovariana desenvolvida ou avançada possuíam apêndice masculino desenvolvido e com espinhos, sendo, assim, determinado como transicional (Figura 2).

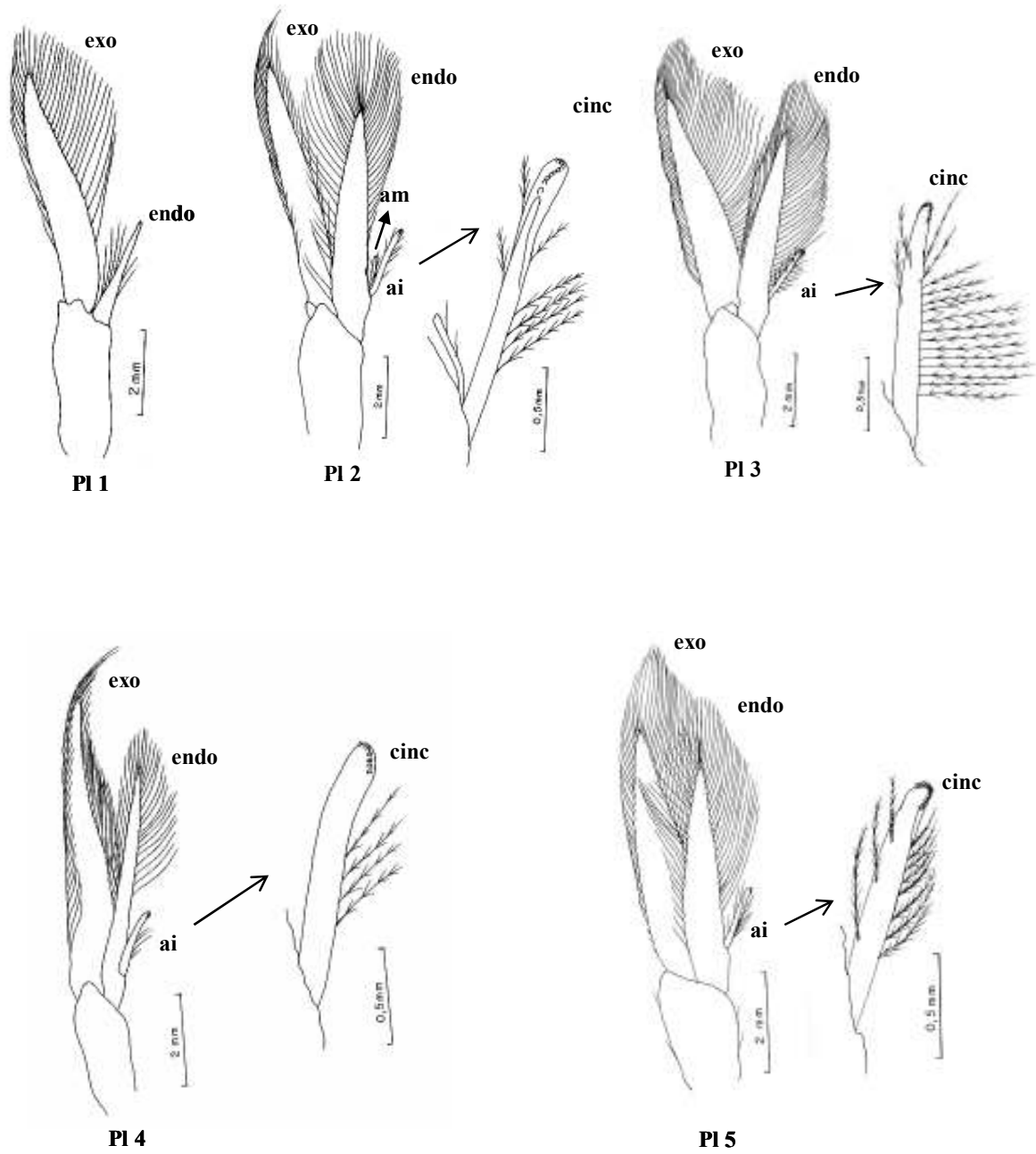
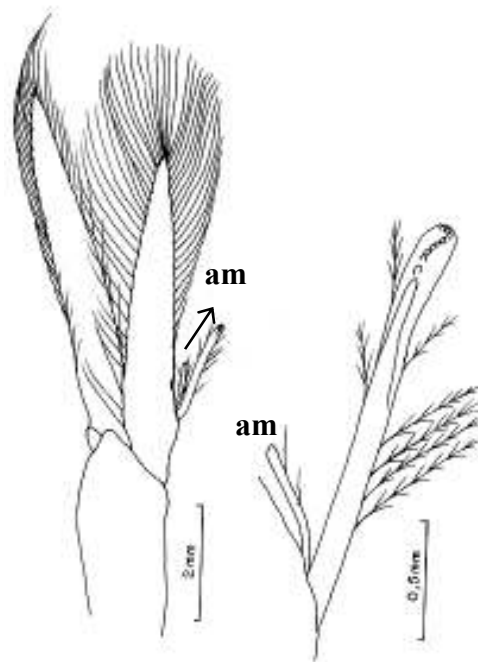
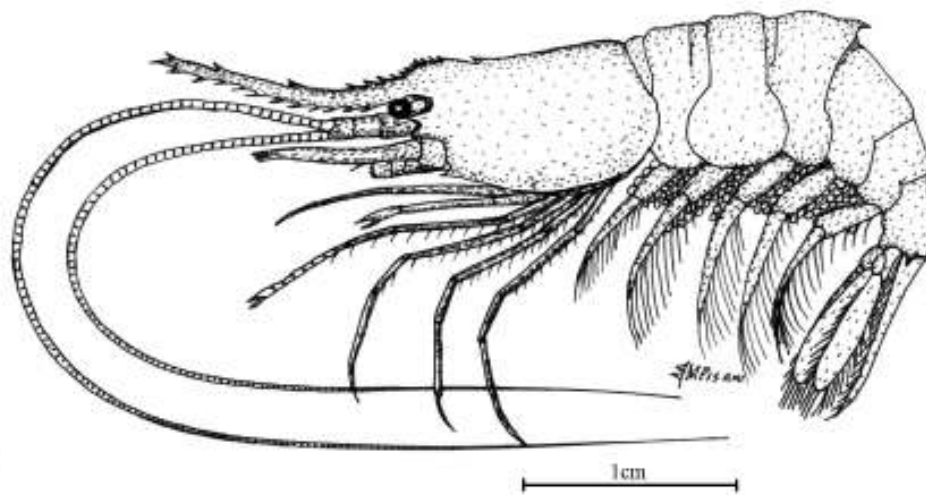


Figura 1. *Exhippolysmata oplophoroides*. Representação esquemática do primeiro ao quinto par de pleópodos (PI) (exo – exopodito; endo – endopodito; ai – apêndice interno; cinc-cincinuli; am – apêndice masculino).



pl 2

Figura 2. *Exhippolysmata oplophoroides*. Representação esquemática de um indivíduo transional com ovos aderidos nos seus pleópodos e com apêndice masculino desenvolvido e com espinhos (pl – pleópodo; am – apêndice masculino)

Análise morfológica das gônadas

As análises macroscópica e histológica das gônadas de *E. oplophoroides* indicaram a existência de um hermafroditismo. Para uma melhor compreensão da morfologia e desenvolvimento das gônadas, os animais foram subdivididos em cinco estágios (Imaturo (IM), Rudimentar (RU), Em Desenvolvimento (ED), Desenvolvido (DE) e Avançado (AV),) de acordo com o tamanho e coloração das gônadas.

a) Descrição macroscópica

Todos os indivíduos, acima de 6,0 mm de carapaça, apresentaram gônada ovoteste, sendo a parte anterior ovariana e a parte posterior testicular. Além disso, foram observados pares de ovidutos e ductos espermáticos. A região ovariana é formada por dois lóbulos e cada um com oviduto que se abre no orifício genital, localizado na base do terceiro par de pereiópodo. Na região testicular, foi possível observar dois lóbulos com um ducto espermático lateral em cada, que termina em uma ampola (Tabela I; Figuras 3 a 7). Os espermatozóides maduros foram registrados tanto nos testículos dos indivíduos de estágio gonadal avançado como também no interior da ampola terminal, de ambas as fases.

Tabela I. Estágios de desenvolvimento macroscópico em relação à gônada ovoteste dos indivíduos de *E. oplophoroides*. (IM – imaturo; RU – rudimentar; ED – em desenvolvimento; DE – desenvolvido; AV– avançado).

Estágios	Gônada ovoteste	
	Região testicular	Região ovariana
IM	Região testicular maior que a ovariana. Gônada sem coloração definida.	Gônada não desenvolvida e com uma coloração não diferenciada.
RU	Gônada em estágio inicial ou em rematuração com uma coloração esbranquiçada.	Ovário com um aspecto de um filamento grosso e com coloração creme, oviduto mais definido.
ED	Região testicular em desenvolvimento com coloração branca/ translúcida	Gônada em desenvolvimento, ovários pequenos e amarelos.
DE	Gônada volumosa; coloração branca leitosa.	Ovário amarelo, com aparência granulada ocupando grande parte da cavidade da carapaça.
AV	Gônada volumosa, idêntica ao estágio D.	Ovário verde brilhante, muito granuloso, ocupando quase toda a cavidade da carapaça, condição de pré-desova.

b) Descrição microscópica

Histologicamente, em cada estágio do desenvolvimento gonadal (IM, RU, ED, DE, AV) foram registrados os estágios da espermatogênese e da oogênese. Os espermatozoides apresentaram forma de tachinhas, morfologia típica encontrada nos camarões carídeos (Figuras 3 a 7).

Estágio Imaturo

Neste estágio os indivíduos apresentam a gônada ovoteste imatura, sendo que na região ovariana observou-se a presença de oogônia e alguns folículos ovarianos pré-vitelogênicos. As oogônias são células pequenas com núcleo arredondado e volumoso em relação ao citoplasma e estão localizadas na parte central do ovário. Já o folículo ovariano é formado pelo oócito e células foliculares que o envolvem, e este folículo ovariano pré - vitelogênico apresenta oócito com núcleo central e nucléolo evidente, o citoplasma é homogêneo com discretas gotas lipídicas. Já as células foliculares são bem pequenas com núcleo basófilo e citoplasma reduzido. Na região testicular pode-se observar a presença de espermatogônia e de espermatócitos. As espermatogônias exibem núcleos arredondados e volumosos em relação ao citoplasma e a cromatina aparece em grumos basófilos, sendo o núcleo bastante evidente. Já os espermatócitos são reconhecidos pelo grande núcleo claro com cromossomos em diferentes níveis de condensação, e o citoplasma é bem reduzido (Figura 3).

Estágio Rudimentar

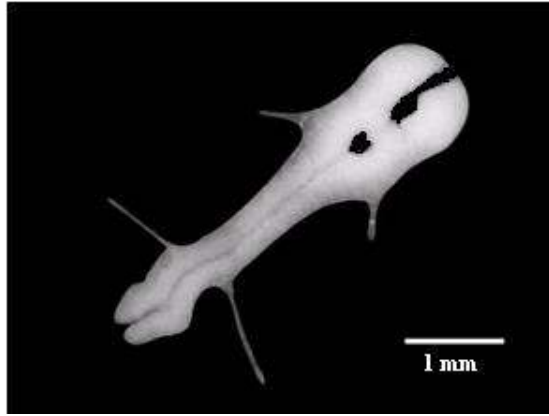
Corresponde a um indivíduo em estágio inicial de maturação ou até mesmo em rematuração. A região ovariana contém uma pequena quantidade de oogônias e uma maior de oócitos pré-vitelogênico. Além disso, esta região possui vários folículos vazios, indicando um ovário em processo de rematuração. Na região testicular é possível verificar a presença de espermatogônia e uma maior parte revestida por espermatócitos (Figura 4).

Estágio Em Desenvolvimento

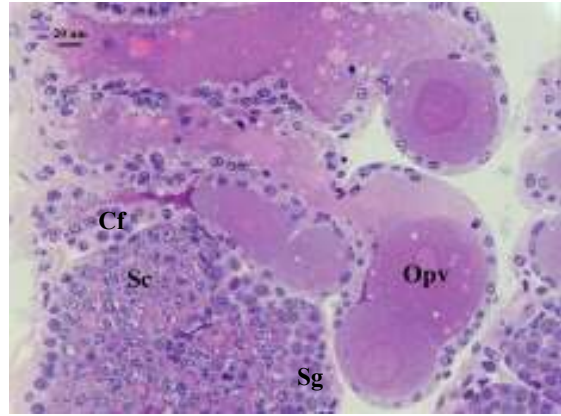
Neste estágio os indivíduos apresentam a gônada ovoteste em desenvolvimento. Na região ovariana observa-se alguns oócitos pré-vitelogênico, porém a maior parte é revestida por oócito vitelogênico, sendo este caracterizado por possuir o vitelo com grânulos protéicos e gotas lipídicas. Já o testículo possui alguns espermatócitos e uma grande quantidade de espermátides, as quais são caracterizadas por possuir a cromatina deslocada para um dos pólos do núcleo, sendo este bastante basófilo com cromatina condensada (Figura 5).

Estágios Desenvolvido e Avançado

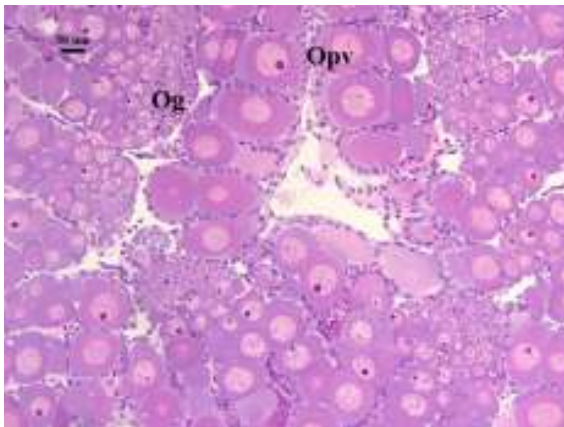
As gônadas feminina e masculina correspondentes aos estágios desenvolvido (Figura 6) e avançado (Figura 7) são basicamente semelhantes, podendo ser diferenciadas somente macroscopicamente, devido ao tamanho e coloração bem evidente no estágio avançado. A região ovariana é totalmente preenchida por oócitos maduros, que compreendem as células com um maior acúmulo de lipídios e proteínas no vitelo. Já na região testicular observaram-se espermatozoides bem desenvolvidos e com o formato de tachinhas, além disso, foi possível observar, alguns espermatócitos. Nestes estágios os indivíduos possuem os dois gametas maduros prontos para serem liberados e fecundados.



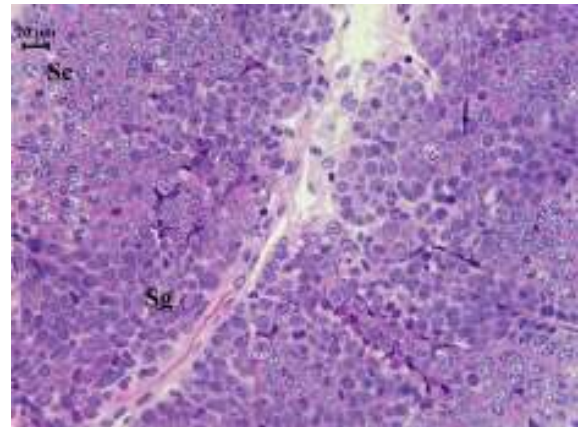
Macroscópica



Microscópica

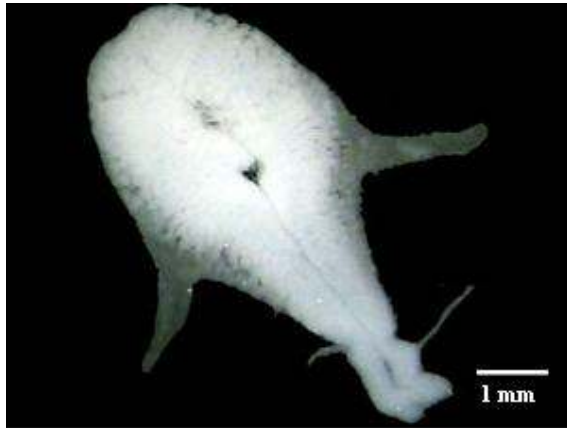


Região ovariana

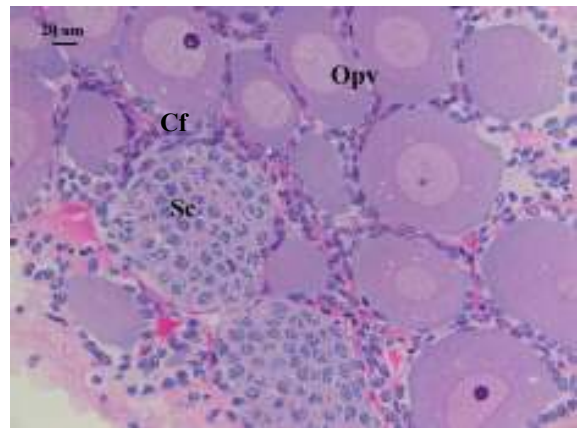


Região testicular

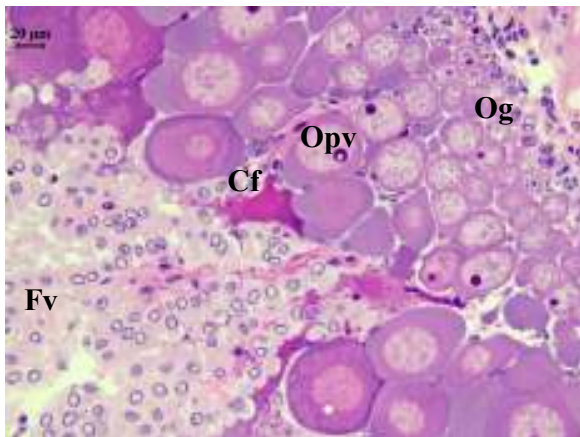
Figura 3. Morfologia macroscópica e microscópica da gônada ovoteste de *E. oplophoroides* em estágio imaturo. (Og = oogônia; Opv = oócito pré - vitelogênico; Sg = espermatogônia; Sc = espermatócito; Cf = Células foliculares).



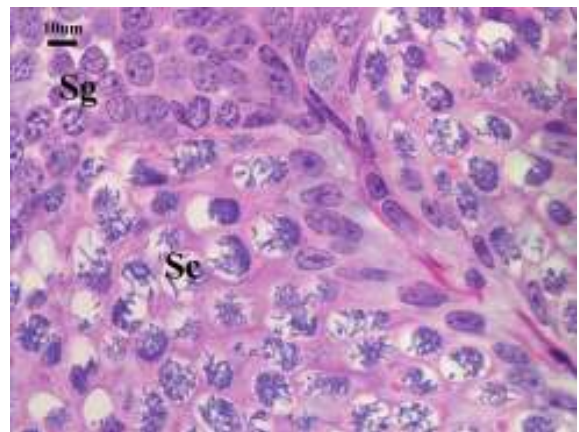
Macroscópica



Microscópica



Região ovariana

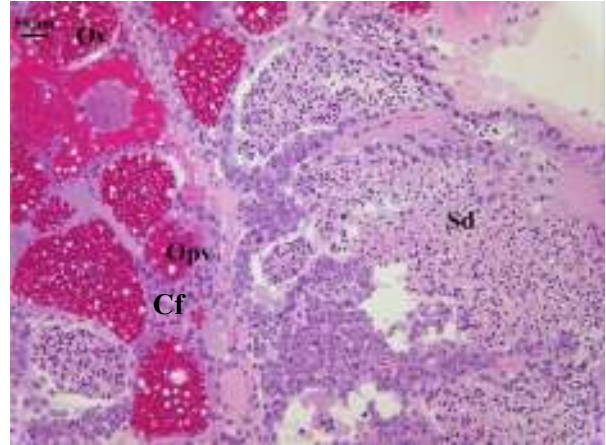


Região testicular

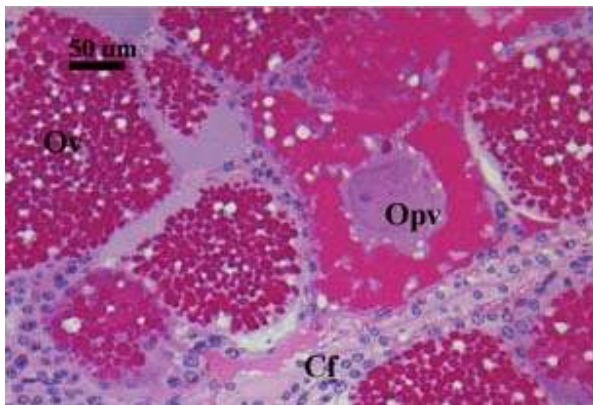
Figura 4. Morfologia macroscópica e microscópica da gônada ovoteste de *E. oplophoroides* em estágio rudimentar. (Og = oogônia; Opv = oócito pré - vitelogênico; Fv = folículo vazio; Sg = espermatogônia; Sc = espermatócito; Cf = Células foliculares).



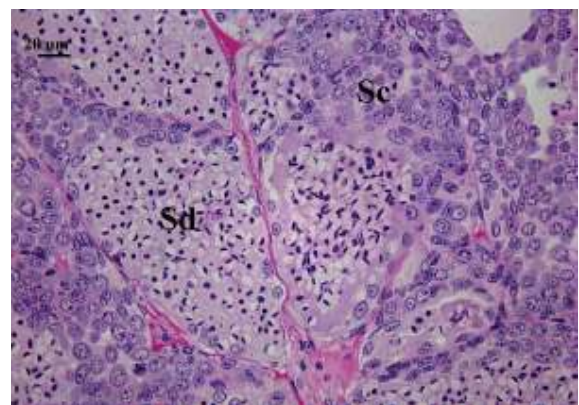
Macroscópica



Microscópica

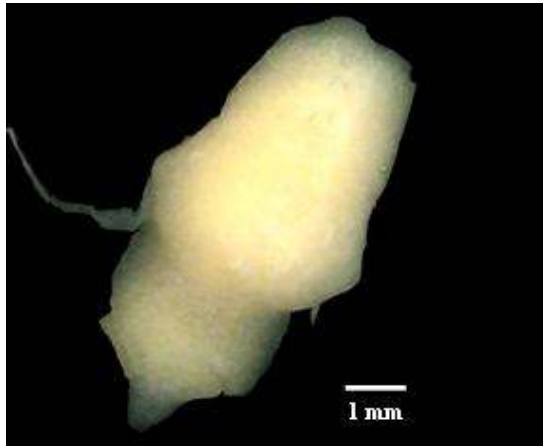


Região ovariana

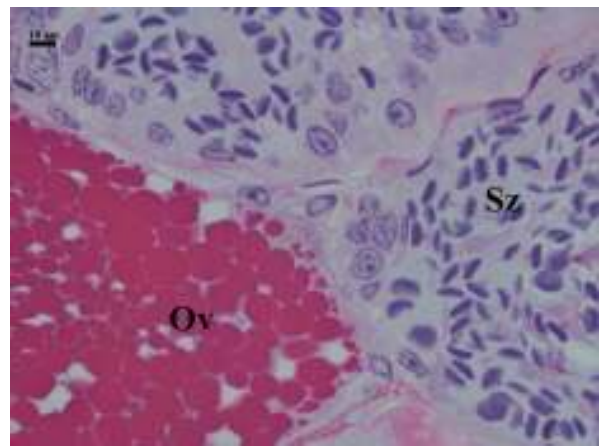


Região testicular

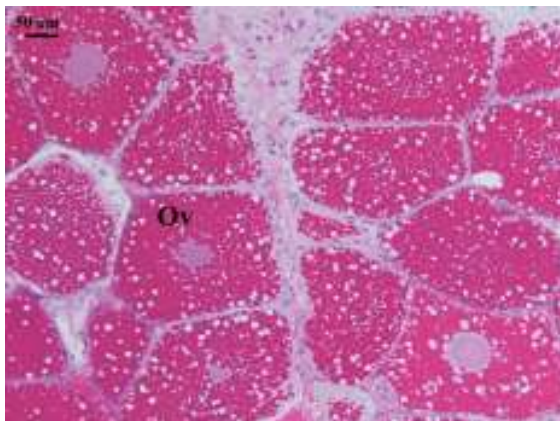
Figura 5. Morfologia macroscópica e microscópica da gônada ovoteste de *E. oplophoroides* em estágio em desenvolvimento. (Opv = oócito pré - vitelogênico; Ov = oócito vitelogênico; Sc = espermatócito; Sd = espermatíde; Cf = células foliculares).



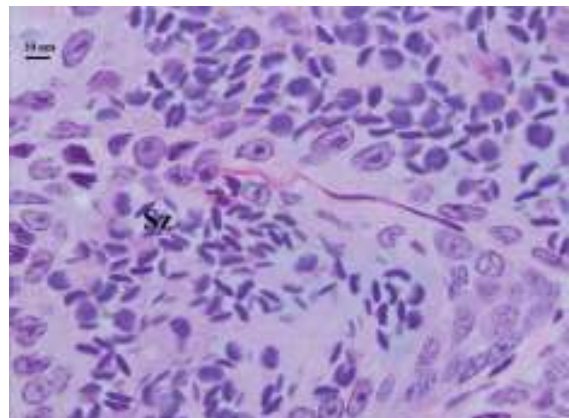
Macroscópica



Microscópica

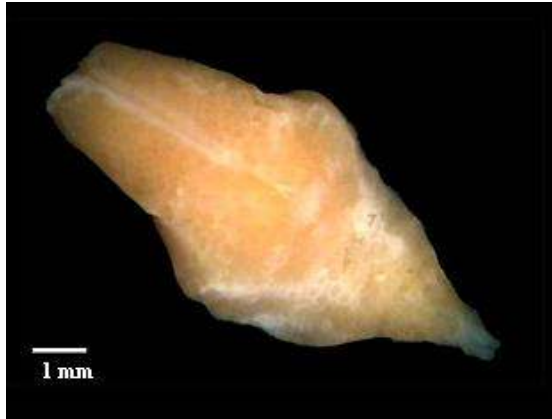


Região ovariana

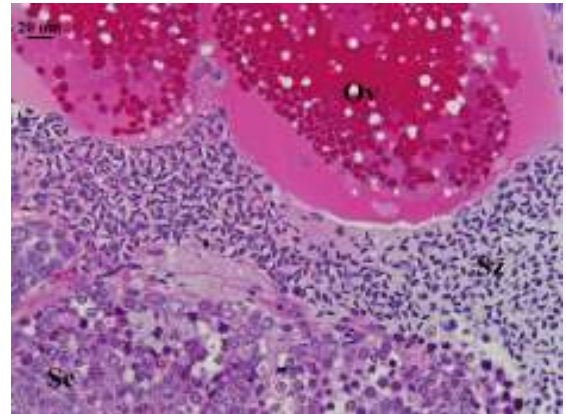


Região testicular

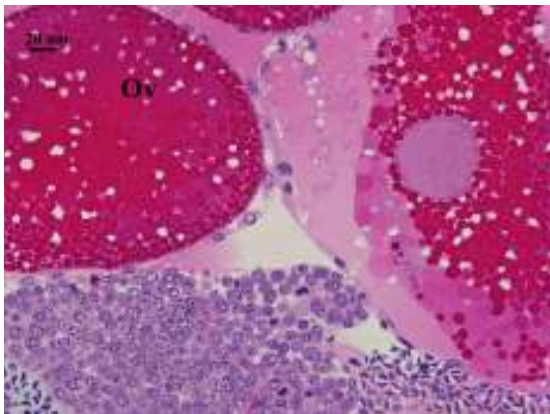
Figura 6. Morfologia macroscópica e microscópica da gônada ovoteste de *E. oplophoroides* em estágio desenvolvido. (Ov = oócito vitelogênico; Sz = espermatozóide).



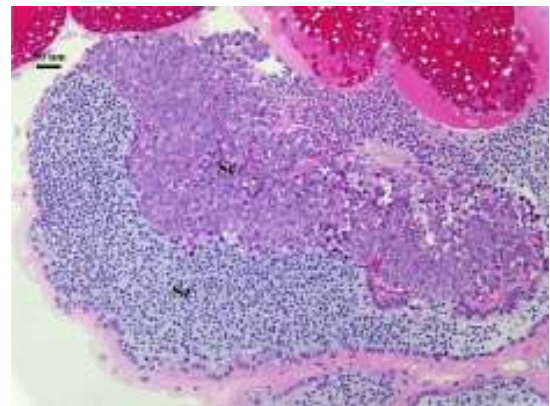
Macroscópica



Microscópica



Região ovariana



Região testicular

Figura 7. Morfologia macroscópica e microscópica da gônada ovoteste de *E. oplophoroides* em estágio avançado. (Ov = oócito vitelogênico; Sc = espermatócito; Sz = espermatozóide).

O tamanho mínimo, máximo e médio do comprimento da carapaça de *E. oplophoroides*, para cada estágio macroscópico gonadal, está apresentado na tabela II.

A figura 8 destaca a porcentagem de indivíduos com e sem ovos em relação ao estágio gonadal para cada estação do ano. Pode-se observar que tanto os indivíduos sem ovos e com ovos que apresentaram as gônadas em estágios desenvolvido e avançado estiveram presentes, principalmente, na primavera e no verão. Para os indivíduos com gônadas imaturas verificou-se uma maior porcentagem no inverno.

Na tabela III estão descritas as características dos estágios embrionários dos ovos de *E. oplophoroides*. Os três estágios de desenvolvimento embrionário dos ovos (inicial, intermediário e final) estão demonstrados na figura 9.

Em relação aos estágios de desenvolvimento dos embriões e das gônadas pode-se notar que os indivíduos com ovos em estágio inicial possuíram uma gônada pouco desenvolvida (gônada RU), enquanto que os indivíduos que apresentaram os embriões próximos da eclosão das larvas tinham os ovários desenvolvidos e anvaçados (DE e AV) (Figura 10). A tabela IV demonstra as características sexuais primárias, tais como os oócitos (pré vitelogênico e vitelogênico) e espermatozóides registrados na ampola e testículo, além disso, as características secundárias para cada estágio gonadal.

Tabela II. Tamanho médio, máximo e mínimo baseado no comprimento da carapaça (mm) de *E. oplophoroides* para cada estágio do desenvolvimento gonadal. (IM = imaturo; RU = rudimentar; ED = em desenvolvimento; DE = desenvolvido e AV = avançado; dp = desvio padrão).

Indivíduos	Estágios	Total	Comprimento da carapaça (mm)		
			mínimo	máximo	média ± dp
sem ovos	IM	78	3,5	8,8	7,6 ± 0,7
	RU	34	7,3	12,8	9,6 ± 1,2
	ED	25	8,3	13,8	9,9 ± 1,6
	DE	38	7,6	11,1	9,7 ± 1,2
	AV	24	8,4	14,2	10,5 ± 1,6
	Subtotal	199	3,5	14,2	10,8 ± 1,5
com ovos	RU	100	9,2	13,7	11,2 ± 1,2
	ED	60	9,2	17,8	11,1 ± 1,1
	DE	53	9,4	13,5	11,4 ± 1,1
	AV	42	8,8	15,3	11,3 ± 1,4
		Subtotal	255	9,2	15,3

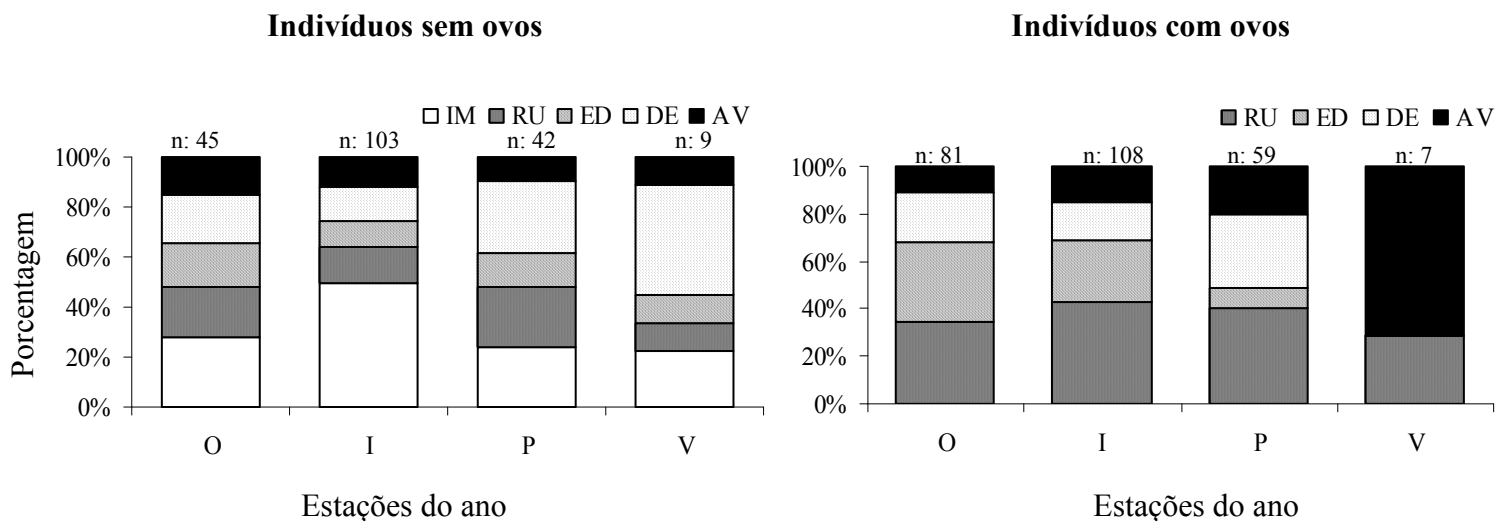


Figura 8. *Exhippolysmata oplophoroides*. Porcentagem de indivíduos sem ovos e com ovos em cada estágio macroscópico do desenvolvimento gonadal por estação do ano (IM = imaturo; RU = rudimentar; ED = em desenvolvimento; DE = desenvolvido e AV = avançado. O = outono; I = inverno; P = primavera ; V= verão).

Tabela III. Estágios de desenvolvimento embrionário dos ovos de *E. oplophoroides*. (Modificado de Boolootian *et al.*, 1959).

Estágios	Características
Inicial	Sem segmentação visível. Cor: verde brilhante.
Intermediário	Início da formação do olho da larva, com pigmentos embrionários visíveis. Cor: amarelo/marron claro
Final	A larva ocupa toda a região interna do ovo. Cor: marron escuro

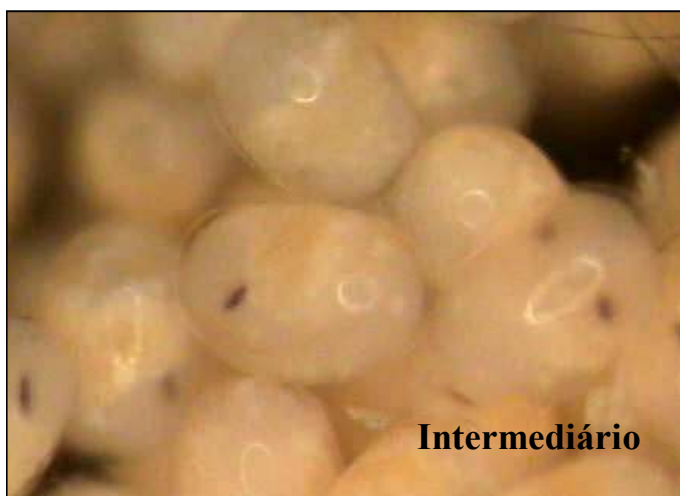


Figura 9. *Exhippolysmata oplophoroides*. Estágios de desenvolvimento dos ovos.

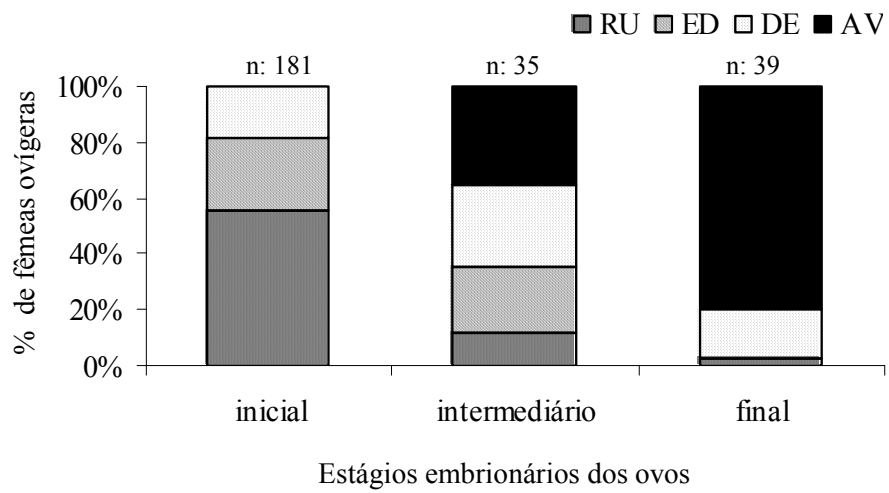


Figura 10. *Exhippolyasmata oplophoroides*. Porcentagem de fêmeas ovígeras relacionada com o desenvolvimento macroscópico gonadal para cada estágio de desenvolvimento embrionário dos ovos (RU = rudimentar; ED = em desenvolvimento; DE = desenvolvido e AV = avançado).

Tabela IV: *Exhippolysmata oplophoroides*. Características sexuais primárias e secundárias para cada estágio de desenvolvimento gonadal. (IM = imaturo; RU = rudimentar; ED = em desenvolvimento; DE = desenvolvido e AV = avançado; G = grande; M = médio; P = pequeno).

Estágios	Total	Caracteres sexuais secundários (Apêndice masculino)					Caracteres sexuais primários			
		Tamanho (%)			Espinhas (%)		Pré- vitelogênico	vitelogênico	Espermatozóides	
		G	M	P	Ausência	Presença			testículo	ampola
IM	78	94,7	1,3	4,0	0	100	+	-	+	+
RU	134	29,7	38,7	31,5	13,6	86,4	+++	+	+	+++
ED	85	28,8	40	31,3	33,3	66,7	++	++	+	+++
DE	91	40	31,3	28,8	30,8	69,2	-	+++	+++	++
AV	66	34,9	33,3	31,7	36	64	-	+++	+++	+++

(-) ausência

(+) gônadas com pouca quantidade de oócitos e espermatozóides.

(++) gônadas com metade de seu volume ocupado pelos oócitos e espermatozóides.

(+++) gônadas totalmente

Discussão

Os resultados deste estudo demonstraram informações consideráveis sobre o padrão sexual de *E. oplophoroides*, revelando características macroscópicas e microscópicas importantes para determinar o tipo de hermafroditismo que ocorre nessa espécie.

De acordo com as características morfológicas externas, apresentadas por *E. oplophoroides*, é possível inferir que essa espécie se desenvolve primeiro como macho (fase macho) e com o aumento de tamanho e idade, apresentam características tipicamente femininas, passando, então, para a fase fêmea evidenciando, assim, um hermafroditismo protândrico. Porém, além dessas características externas, verificou-se a presença de gônada ovoteste, gonóporos feminino e masculino na maioria dos indivíduos e a retenção de ductos masculinos e produção de espermatozóides durante a fase fêmea. Tais evidências também têm sido documentadas em alguns hipolitídeos do gênero *Lysmata* (Bauer & Holt, 1998, Fiedler, 1998; Bauer, 2002 e Bauer & Newman, 2004).

Alguns indivíduos de *E. oplophoroides* que apresentaram ovos aderidos aos pleópodos ou, até mesmo, com os seus ovários preenchidos de oócitos vitelogênicos (estágios DE e AV), possuíam o apêndice masculino desenvolvido e com espinhos, sendo classificados como indivíduos transicionais. Bauer & Holt (1998) e Bauer & Newman (2004) também relataram para os carídeos *L. wurdemanni* e *L. californica*, respectivamente, a presença de indivíduos transicionais na população.

De acordo com os resultados da análise macroscópica das gônadas por estação do ano, foi possível registrar a presença de *E. oplophoroides* com gônadas imaturas e desenvolvidas durante todo o ano. Além disso, a ocorrência de indivíduos com gônadas em estágios desenvolvido e avançado pode explicar a alta porcentagem de indivíduos com ovos aderidos aos pleópodos, coletados durante todo o período amostrado, como também verificado no quarto capítulo da presente tese. Dessa forma, a presença de indivíduos com gônadas imaturas e gônadas desenvolvidas e de indivíduos com ovos durante todos os meses amostrados, indicam uma elevada capacidade de rematuração durante o período reprodutivo, confirmando uma reprodução contínua nessa espécie.

Durante as coletas, foi capturada uma grande proporção de fêmeas com ovos (56,2 %) em diferentes graus de desenvolvimento. Neste aspecto, a presença de indivíduos carregando ovos em estágio final e o ovário em estágio avançado, em todo o período amostrado, indica que *E. oplophoroides* apresenta uma produção de ovos contínua. Este padrão de ovulação e oviposição também foi relatado por Bauer (1989), o qual confirmou em laboratório a evidência de uma nova desova logo após a exteriorização das larvas em nove espécies de carídeos. Por meio das evidências registradas neste estudo, pode-se inferir que os indivíduos de fase fêmea de *E. oplophoroides* possuem a capacidade de apresentar mais de um ciclo ovariano e conseqüentemente mais de uma oviposição durante o mesmo período reprodutivo. Tal fato é confirmado pela presença de indivíduos com ovos em diferentes graus de desenvolvimento gonadal, simultaneamente com a maturação dos ovos.

Por meio da análise macroscópica e histológica das gônadas de *E. oplophoroides* verificou-se a presença de um gradiente de coloração, ao longo dos testículos e ovários, evidenciando diferentes graus de desenvolvimento das células. Isto caracteriza um processo gradual de amadurecimento, com o deslocamento de células mais desenvolvidas para a região posterior do canal deferente e para a região central do ovário.

Histologicamente foi possível verificar a presença de espermatozóides e óvulos maduros na gônada de um mesmo indivíduo de *E. oplophoroides*, o que caracterizaria um hermafroditismo protândrico simultâneo, como foi encontrado para as espécies de *Lysmata* (Kagwade, 1982; Bundy, 1983; Bauer & Holt, 1998; Fiedler, 1998 e Bauer & Newman, 2004). Kagwade (1982), trabalhando com o padrão sexual de *Exhippolysmata ensirostris*, observou gônada ovoteste e ductos masculinos na fase fêmea dessa espécie, inferindo que esse carídeo também apresenta hermafroditismo protândrico simultâneo.

O hermafroditismo simultâneo pode ser definido por duas maneiras: a primeira, de acordo com Charnov (1982), é quando um indivíduo produz ambos os tipos de gametas em cada estação reprodutiva. No entanto, para Sadovy & Shapiro (1987) este padrão sexual ocorre quando os indivíduos funcionam ao mesmo tempo como macho e fêmea. De acordo com as análises, macroscópica e histológicas, realizadas para *E. oplophoroides*, pode-se inferir que durante a fase fêmea essa espécie pode reproduzir tanto como fêmea quanto como macho. Tal suposição é baseada em estudos realizados com uma população de *L. wurdemanni* estudada por Bauer & Holt (1998) e Lin &

Zhang (2001), os quais verificaram que os indivíduos de fase fêmea, em período de pós muda, agem como fêmea, enquanto que durante a intermuda esses indivíduos agem como macho, mesmo com o espaço de poucas horas. No entanto, se for aplicado o critério de função sexual, pode-se inferir que na fase fêmea *E. ophophoroides* funciona tanto como macho quanto fêmea em um ciclo reprodutivo.

A existência de hermafroditismo em uma determinada população tem despertado uma questão sobre qual seria o fator responsável para a seleção de hermafroditismo na população. Ghiselin (1969) delineou três hipóteses para explicar a evolução do hermafroditismo nos animais. Dentre essas, somente a vantagem de tamanho e o modelo de baixa densidade em uma população foram elaboradas para as espécies de Caridea.

A hipótese relacionada à vantagem de tamanho foi utilizada para os camarões por Charnov (1979) a fim de explicar a evolução do hermafroditismo seqüencial, a qual envolve vantagens suficientes em possuir sexos diferentes em tamanho diferentes. Desta forma, para os camarões carídeos protândricos, os indivíduos pequenos são capazes de produzir espermatozoides e servir como macho, e seu tamanho pequeno pode ser vantajoso, permitindo escapar da atenção de predadores (Bauer, 2001). Nas fêmeas, a fecundidade está positivamente relacionada com o tamanho do animal. Essa hipótese pode servir como guia para o processo evolutivo nos indivíduos que apresentam um hermafroditismo protândrico simultâneo. Dentre os Decapoda, esse hermafroditismo foi descrito somente para as espécies de *Lysmata* por Bauer & Holt (1998); Bauer & Newman (2004) e de *Exhippolysmata* por Kagwade (1982) e pelo presente estudo. Desta forma, os antepassados de *Lysmata* e *Exhippolysmata* poderiam ter sido espécies protândricas que se mantinham em baixa densidade populacional, devido a algumas limitações de recursos naturais (Ghiselin, 1969; Bauer & Holt, 1998).

Na hipótese relacionada ao modelo de baixa densidade na população, Ghiselin (1969) explicou a dificuldade do indivíduo em encontrar o seu par quando a densidade da população é baixa, constituindo uma força seletiva que promove a evolução do hermafroditismo protândrico simultâneo. Desta forma, quando um indivíduo simultâneo encontra outro, a probabilidade de se reproduzir duplica, devido ao fato desse indivíduo poder tanto fertilizar como ser fertilizado. Por meio dessas circunstâncias, pode-se justificar o gasto energético de manter a função masculina e feminina sempre e quando esta será geneticamente possível.

Bauer (2000) propôs duas classificações, referentes à densidade da população, para as espécies de *Lysmata*. No primeiro grupo, caracterizado como espécie pareada, os indivíduos de fase fêmea vivem pareados e apresentam uma baixa densidade, sendo que algumas espécies, como *L. debelius*, *L. grabhami*, *L. amboinensis*, se alimentam de tecidos mortos, mucos e ectoparasitas de peixes, enquanto que outras vivem em associação com anêmonas (*L. grabhami*). Já no segundo, classificado como espécie aglomerada, os indivíduos de fase fêmea e de fase macho vivem aglomerados e apresentam uma alta densidade, sendo o fato observado para os hipolítídeos *L. wurdemanni*, *L. seticaudata* e *L. californica*. Para *E. oplophoroides* poucos estudos têm relatado sobre os seus atributos socioecológicos. Porém, de acordo com os resultados obtidos no primeiro capítulo, pode se verificar que esse camarão-espinho é encontrado de forma aglomerada e com uma alta abundância, principalmente, em locais com grande quantidade de fragmentos biodetríticos.

Segundo Bauer (2001) as espécies aglomeradas podem apresentar descendentes de uma pareada que se adaptou em um ambiente onde as condições foram ótimas para o seu desenvolvimento, permitindo uma alta densidade na população. De modo geral, os estudos relacionados com os atributos socioecológicos de uma determinada espécie podem ajudar a explicar as variações que ocorrem na população permitindo detectar uma característica exclusiva das espécies que apresentam hermafroditismo protândrico simultâneo.

Poucas espécies de Crustacea Decapoda foram definidas por apresentar hermafroditismo protândrico simultâneo. De acordo com as análises morfológicas e histológicas, foi possível inferir este tipo de padrão sexual para *E. oplophoroides*. Além disso, os estudos referentes ao hermafroditismo simultâneo nos Decapoda são interessantes para o entendimento da fisiologia reprodutiva dos crustáceos e também para o entendimento da evolução do sistema social.

Referências bibliográficas

- BAUER, R. T. 1986. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. *Biological Bulletin*. 170: 11-31.
- BAUER, R. T. 1989. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 127: 175-187.
- BAUER, R. T. 2000. Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: A unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *Journal of Crustacean Biology*. 20 (2): 116-128.
- BAUER, R. T. 2001. Hermafroditismo en camarones: el sistema sexual y su relación con atributos socioecológicos. *Interciencia*. 26 (10): 434-439.
- BAUER, R. T. 2002. Reproductive ecology of a protandric simultaneous hermaphrodite, the shrimp *Lysmata wurdemanni* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae). *Journal of Crustacean Biology*. 22: 742-749.
- BAUER, R. T. 2004. *Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans*. University of Oklahoma Press, Norman. Marine Resources Library. 281p.
- BAUER, R. T. & G. J. HOLT. 1998. Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system in the decapod Crustacea. *Marine Biology*. 132: 223-235.
- BAUER, R. T. & J. W. MARTIN. 1991. Crustacean sexual biology. Columbia University Press. 1-355.

- BAUER, R. T. & W. A. NEWMAN. 2004. Protandric simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata californica* (Caridea: Hippolytidae). *Journal of Crustacean Biology*. 24(1): 131-139.
- BERGSTRÖM, B. I. 2000. The biology of *Pandalus*. In: A. J. Southward; P. A. Tyler; C. M. Young & L. F. Fuiman (eds.). *Advances in marine biology*. Vol 38 (pp 55-245). Academic, London.
- BERREUR-BONNENFANT, J. & H. CHARNIAUX-COTTON. 1965. Hermaphroditisme protérandrique et fonctionnement de la zone germinative chez la crevette *Pandalus borealis* Kröyer. *Bulletin de la Société Zoologique de France*. 90: 240-256.
- BOOLOOTIAN, R. A.; A. C. GIESE; A. FARMANFARMAIAN & J. TUCKER. 1959. Reproductive cycles of five west coast crabs. *Physiological Zoology*. 32: 213-220.
- BUNDY, M. H. 1983. Simultaneous functional hermaphroditism in the shrimp *Hippolysmata wurdemanni* (Gibbes) (Decapoda: Caridea: Hippolytidae). M. S. thesis, Old Dominion University. Norfolk, Virginia.
- BUTLER, T. H. 1980. Shrimps of the Pacific coast of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries Aquatic Sciences*, 202:1-280.
- CHARNIAUX-COTTON, H. 1975. Hermaphroditism and gynandromorphism in malacostracan Crustacea. In: R. Reinboth (ed.). *Intersexuality in the Animal Kingdom* (pp. 91-105). Springer-Verlag.
- CHARNIAUX-COTTON, H. & G. G. PAYEN. 1985. Sexual differentiation. In: D. E. Bliss & L. H. Mantel (eds.), *The Biology of Crustacea*. Vol. 9 (pp. 217 – 299). Integument, Pigments, and Hormonal Processes. Academic Press, Inc., San Diego.
- CHARNOV, E. L. 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *American Naturalist*. 113: 465-480.

- CHARNOV, E. L. 1982. The theory of sex allocation, R. M. May (ed.). Princeton University Press. Princeton.
- CHRISTY, J. H. & M. SALMON. 1991. Comparative studies of reproductive behavior in mantis shrimps and fiddler crabs. *American Zoologist*. 31: 329-337.
- EMLEN, S. T. & L. W. ORING. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*. 197: 215-233.
- FIEDLER, G. C. 1998. Functional, simultaneous hermaphroditism in female-phase *Lysmata amboinensis* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae). *Pacific Science*. 52 (2): 161-169.
- FIEDLER, G. C. 2002. The influence of social environment on sex determination in harlequin shrimp (*Hymenocera picta*: Decapoda, Gnathophyllidae). *Journal of Crustacean Biology*. 22 (4): 750-761.
- GHISELIN, M. T. 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. *Quarterly Review of Biology*. 44: 189-208.
- HAZLETT, B. A. 1975. Ethological analyses of reproductive behavior in marine Crustacea. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*. 39: 677-695.
- HOFFMAN, D. L. 1972. The development of the ovotestis and copulatory organs in a population of protandric shrimp *Pandalus platyceros* Brandt from Lopez Sound. *Biological Bulletin*. 142: 251-270.
- KAGWADE, P. V. 1982. The hermaphrodite prawn *Hippolysmata ensirostris* Kemp. *Indian Journal of Fisheries*. 28 (1-2): 189-194.
- LIN, J. & D. ZHANG. 2001. Reproduction in a simultaneous hermaphroditic shrimp, *Lysmata wurdemanni*: any two will do? *Marine Biology*. 139: 919-922.

- 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 (2): 145-159.
- NOEL, P. 1973. Cycle biologique et inversion sexuelle du Crustacé Décapode *Natantia Processa edulis*. *Cahiers de Biologie Marine*. 14: 217-227.
- OKUMURA, T., K. YOSHIDA, H. NIKAIDO. 2004. Ovarian development and hemolymph vitellogenin levels in laboratory-maintained protandric shrimp, *Pandalus hypsinotus*: measurement by a newly developed time-resolved fluoroimmunoassay (TR-FIA). *Zoological Sciences*. 21: 1037-1047.
- PEARSE, A. G. E. 1972. *Histochemistry theoretical and applied*. 3^o edition.. Edinburgh: Churchill Livingstone. 759p.
- POLICANSKY, D. 1982. Sex change in plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 471-495.
- SADOVY, Y. & D. Y. SHAPIRO. 1987. Criteria for the diagnosis of hermaphroditism in fishes. *Copeia*. 1987 (1): 136-156.
- SALMON. M. 1983. Courtship, mating systems, and sexual selection in decapods. In: S. Rebach & D. W. Dunham (eds.). *Studies in adaptations: the behavior of higher Crustacea*. (pp. 143-169). John Wiley and Sons, New York.
- SPITSCHAKOFF, T. 1912. *Lysmata seticaudata* Risso, als Beispiel eines echten Hermaphroditismus beiden Decapoden. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*. 100: 190-209.
- SUKUMARAN, K. K. 1981. On the gonad of the protandric prawn *Hippolysmata ensirostris* Kemp. *Indian Journal of Fisheries*. 28 (1-2): 195-198.

THORNHILL, R. & J. ALCOCK. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge. I- 547p.

WARNER, R. R. 1975. The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. *American Naturalist*. 109: 61-82.

WILCZYNSKI, W & M. J. RYAN. 1992. Introduction to the symposium: mechanisms of mate choice. *American Zoologist*. 32: 15-17.



Capítulo IV

*Biología poblacional de Exhippolysmata
oplophoroides (Holthuis, 1948) (Crustacea: Caridea:
Alpheoidea)*

Resumo

O propósito deste estudo foi verificar a biologia populacional de *Exhippolysmata oplophoroides*, enfocando a distribuição de frequência de tamanho, o recrutamento sazonal dos jovens e o período reprodutivo, baseado na porcentagem de adultos com ovos aderidos aos pleópodos. As coletas foram realizadas, mensalmente, durante o período de dois anos (janeiro/1998 a dezembro/1999), com um barco de pesca equipado com duas redes do tipo double-rig, em três enseadas (Ubatumirim, Ubatuba e Mar Virado) da região de Ubatuba, São Paulo, Brasil. Todos os carídeos foram medidos na região do comprimento da carapaça (CC) e separados por grupo de interesse (jovens – J; fase macho – FM; fase fêmea com ovos - FFCO e fase fêmea sem ovos - FFSO) e, posteriormente, distribuídos por classe de tamanho. Foi analisado um total de 8.176 carídeos (70 J, 1.959 FM, 4.391 FFCO e 1.756 FFSO). A amplitude do tamanho do comprimento da carapaça (CC) foi de 4,2 a 5,9 mm para os jovens, 6,0 a 9,0 mm para fase macho, 6,1 a 16,5 mm para fase fêmea com ovos e de 9,1 a 15,6 mm para a fase fêmea sem ovos. O recrutamento dos jovens foi registrado durante quase todos os meses amostrados com pico nos meses do verão. A alta porcentagem de adultos com ovos encontrada, em todo o período de coleta, indica uma reprodução contínua, cujo fato é característico de carídeos que habitam as águas tropicais.

Introdução

Uma população biológica pode ser definida como um conjunto de indivíduos que apresenta características semelhantes e que exibe continuidade reprodutiva de geração a geração, sendo o seu tamanho e a sua estrutura constantemente variados, em função das relações inter e intraespecíficas, as quais mantêm um equilíbrio estável na comunidade (Fonteles - Filho, 1989).

A caracterização de populações naturais é considerada importante para o entendimento da estabilidade ecológica das espécies. Assim, vários aspectos são, freqüentemente, abordados nos estudos da biologia populacional, tais como: variação sazonal da estrutura populacional, distribuição de freqüência de tamanho, densidade, razão sexual, determinação da época reprodutiva, recrutamento dos jovens e as taxas de natalidade e mortalidade (Hutchinson, 1981, Díaz & Conde, 1989, Flores & Negreiros-Fransozo, 1999 e Negreiros-Fransozo *et al.*, 1999).

Segundo Díaz & Conde (1989), as modas em gráficos e seu deslocamento ao longo dos meses podem ser utilizados nas estimativas do crescimento dos indivíduos, da idade e do recrutamento de jovens registrados em uma determinada área. Um padrão de distribuição de freqüência unimodal demonstra uma estrutura estável, caracterizada por um recrutamento contínuo e por uma taxa de mortalidade constante, sendo tal padrão bastante comum para populações de decápodos tropicais. Para Spivak *et al.* (1991) as espécies que ocorrem em locais de maiores latitudes apresentam um crescimento mais lento em uma das fases (imatura e matura), um recrutamento sazonal ou ainda uma migração, tais padrões são característicos de uma população bimodal ou polimodal.

Outro aspecto que pode ser focado nos estudos da biologia populacional é o período reprodutivo. Segundo Sastry (1983), a época reprodutiva de uma determinada espécie pode ser afetada por vários fatores: a temperatura e a idade (tamanho).

A estrutura populacional e a biologia reprodutiva dos carídeos têm sido abordadas em vários trabalhos, dentre os quais destacam-se os de Felder (1982) com *Synalpheus fritzmuelleri* e *S. apioceros*; Dailey & Ralston (1986) com *Heterocarpus laevigatus*; Henderson & Holmes (1987) com *Crangon crangon*; Omori & Chida (1988) com *Palaemon macrodactylus*; Bauer (1989) com nove espécies de carídeos; Souza & Fontoura (1995) com *Macrobrachium potiuna*; Gonçalves & Fontoura (1999) com *Palaemonetes argentinus*; Llodra *et al.* (2000) com três espécies de carídeos; Lima &

Oshiro (2002a) com *Palaemon pandaliformis*; Lima & Oshiro (2002b) com *Potimirim glabra*; Mossolin & Bueno (2002) com *Macrobrachium olfersii*; Correa & Thiel (2003) com *Rhynchocinetes typus*; Fransozo *et al.* (2004) com *Macrobrachium iheringi*; Oh & Hartnoll (2004) com *Crangon crangon*; Kim & Hong (2004) com *Palaemon gravieri*; Kim (2005) com *Palaemon gravieri*; Mantelatto & Barbosa (2005) com *Macrobrachium brasiliense* e Mossolin *et al.* (2006) com *Alpheus armillatus*. No entanto, pouco se conhece da biologia de *E. oplophoroides*, destacando-se, somente, os trabalhos sobre alguns aspectos biológicos, como os realizados por Chacur & Negreiros-Fransozo (1998) e Fransozo *et al.* (2005) e com o primeiro estágio larval por Negreiros-Fransozo *et al.* (2002).

Exhippolysmata oplophoroides é uma espécie bastante comum do litoral paulista (Chacur & Negreiros-Fransozo, 1998) sendo encontrada, principalmente em profundidades de até 45 metros e em locais que apresentam características sedimentológicas lodosa (Holthuis, 1980). No litoral norte paulista, esta espécie não é atrativa para fins comerciais devido ao seu pequeno tamanho, mas exerce um importante papel ecológico como integrante da cadeia trófica, podendo servir de alimento para várias espécies de invertebrados e peixes.

O propósito deste estudo foi descrever a estrutura populacional de *E. oplophoroides* em três enseadas da região de Ubatuba, litoral norte paulista, Brasil, analisando a distribuição de frequência em classes de tamanho, com ênfase, também, no recrutamento sazonal dos jovens e ao período reprodutivo baseado na presença de adultos com ovos na população.

Material e Métodos

Exhippolysmata oplophoroides foi coletado mensalmente, durante o período de dois anos (janeiro/1998 a dezembro/1999) com um barco de pesca equipado com duas redes de arrasto do tipo double-rig, nas enseadas de Ubatumirim, Ubatuba e Mar Virado, localizadas na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. Todos os camarões coletados foram conservados em formol a 10% até o momento das análises.

Toda a metodologia utilizada para a obtenção dos fatores ambientais está apresentada no primeiro capítulo desta tese e no estudo realizado por Bertini *et al.* (2001).

Para cada amostra obtida foi determinado o número de indivíduos, de acordo com os critérios adotados por Wenner *et al.* (1991) para a análise de comunidades de decápodos, ou seja, amostras com até 80 exemplares foram analisadas em sua totalidade; amostras entre $80 \leq 160$ foram analisadas ao acaso 80 indivíduos, entre $160 \leq 320$, foram analisadas 50% e para as amostras que possuíam quantidade maior que 320 indivíduos foi efetuada uma análise de 25 % do total.

O tamanho dos indivíduos foi obtido pela medida do comprimento da carapaça (CC), que compreende a região orbital ocular ao ponto mediano da margem posterior da carapaça (figura 1), utilizando-se um paquímetro (0,01 mm). Os carídeos foram separados em quatro grupos: jovens (J), fase macho (FM), fase fêmea com ovos (FFCO) e fase fêmea sem ovos (FFSO). Os jovens foram representados pelos indivíduos menores que 6,0 mm de CC. Esta classificação foi baseada nos resultados obtidos no capítulo três. Os indivíduos, de fase macho, apresentaram um tamanho entre 6,0 a 9,0 mm de CC (determinado pela análise do crescimento relativo obtido no segundo capítulo), além disso, os indivíduos possuíam um apêndice masculino bem desenvolvido e com espinhos. Os de fase fêmea foram classificados como FFCO, que compreende todos os indivíduos que apresentaram ovos aderidos aos pleópodos, e FFSO representados pelos indivíduos maiores que 9,0 mm de CC e que não possuíam ovos.

Os tamanhos médios dos grupos analisados (jovens, fase macho, fase fêmea com ovos e fase fêmea sem ovos) entre as enseadas foram comparados pela análise de variância (ANOVA) e complementado com o teste a posteriori de Tukey ($\alpha = 0,05$).

A estrutura populacional de *E. oplophoroides* foi analisada por meio da distribuição de frequência de tamanho por grupo de interesse (J, FM, FFCO e FFSO), distribuído em classes de tamanho com intervalo de 1mm. Os deslocamentos das modas nos gráficos de distribuição de classes de tamanho foram, mensalmente, acompanhados ao longo do período de amostragem, com o intuito de registrar o recrutamento sazonal de jovens e a presença de FM, FFCO e FFSO, durante os meses coletados.

A análise da distribuição de frequência de tamanho foi calculada utilizando-se a técnica do programa MIX (versão 3.1), elaborada por Mac Donald & Pitcher (1979). O programa (MIX) separa as modas que correspondem à distribuição polimodal usando a probabilidade máxima (100%) e calcula a coorte de cada distribuição, além da média e o desvio padrão.

As proporções entre as estações do ano e os grupos de interesse (J, FM, FFCO e FFSO) foram comparadas por um software (MANAP), por meio do teste de proporções multinomiais ($\alpha = 0,05$) (Curi & Moraes, 1981).

Na relação da média mensal da temperatura com a porcentagem de indivíduos de FFCO, aplicou-se a correlação linear de Spearman, adotando-se o nível de significância de 5% (ZAR, 1999). A porcentagem FFCO foi calculada em relação ao número total de FFSO.

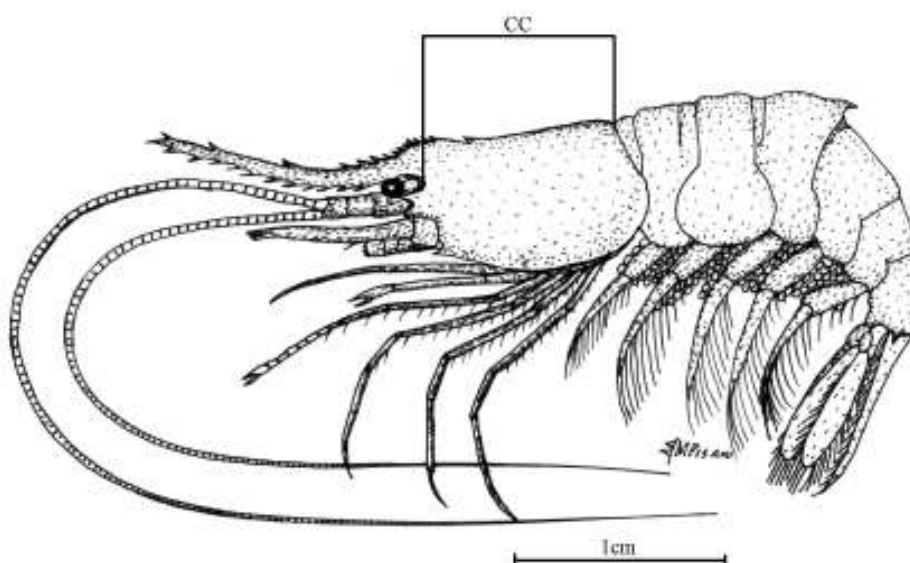


Figura 1. *Exhippolysmata oplophoroides*. Dimensão utilizada para determinar o tamanho da espécie (CC - comprimento da carapaça).

Resultados

Durante o período de coleta foi obtido um total de 16.158 indivíduos. Desses, 8.176 carídeos foram utilizados para o estudo, sendo representados por 70 jovens, 1.959 fase macho, 4.391 fase fêmea com ovos e 1.756 fase fêmea sem ovos.

A estatística descritiva, para cada grupo de interesse, está demonstrada na tabela I. A amplitude de tamanho do comprimento da carapaça (CC) foi de 4,2 a 5,9 mm para os jovens, 6,0 a 9,0 mm para a fase macho, 6,1 a 16,5 mm para a fase fêmea com ovos e 9,1 a 15,6 mm para a fase fêmea sem ovos.

Os valores médios do comprimento da carapaça, para cada grupo de interesse, estão demonstrados na figura 2, podendo observar que a enseada de Ubatumirim diferiu das demais por apresentar os menores indivíduos de FFCO e FFSO. Para os indivíduos de fase fêmea com ovos, as enseadas de Ubatuba e Mar Virado também diferiram estatisticamente, sendo registrado o maior tamanho no Mar Virado (ANOVA – Tuckey, $p < 0,05$) (Figura 2).

Obteve-se um total de 13 classes de tamanho, com uma amplitude de 1,0 mm, sendo que a primeira classe iniciou-se com 4 mm de CC. A distribuição dos indivíduos, nos grupos de interesse por classe de tamanho, encontra-se representada na figura 3, podendo observar um acúmulo de indivíduos jovens até a classe 2 (5,0 --] 6,0 mm), enquanto que os indivíduos com ovos atingiram as últimas classes.

Na figura 4 pode se analisar as distribuições de *E. oplophoroides* em classes de tamanho referentes aos meses, durante os dois anos amostrados. Verificou-se um deslocamento de modas no primeiro ano (abril a junho, julho a agosto e setembro a outubro) e no segundo ano (março a maio, junho a agosto e setembro a outubro) com uma ausência de indivíduos nas últimas classes, nos meses do verão (janeiro, fevereiro e março) e no final da primavera (dezembro) dos dois anos.

Em relação ao recrutamento de jovens na população, registrou-se a sua presença durante os meses de janeiro, fevereiro, setembro e dezembro de ambos os anos, e também de julho a agosto e em novembro de 1998, além de abril e junho de 1999, sendo a sua maior ocorrência verificada nos meses de janeiro, setembro e dezembro de ambos os anos e em abril do segundo ano. Para a fase fêmea com ovos, observou-se a sua presença durante todo o período amostrado, com pico nos meses de junho a agosto e de

outubro a dezembro do primeiro ano e predominando em todos os meses do segundo ano (figura 4).

Para os resultados obtidos no programa MIX, verificou-se que os indivíduos capturados nos meses do verão (janeiro a março) e no final do inverno (setembro), de ambos os anos, apresentaram um valor baixo na média do tamanho do comprimento da carapaça (figura 5).

Para a porcentagem dos indivíduos nos grupos de interesse por estação do ano, verificou-se a presença de fêmeas com ovos durante todo o período amostrado. Os juvenis foram mais freqüentes nos meses do verão (1998 e 1999) (Figura 6).

Com base nos resultados obtidos no programa MANAP, observou-se diferença estatística entre as estações do ano, para cada grupo de interesse ($p < 0,05$), sendo que para os jovens somente o outono de 1998 diferiu da primavera/1998 e do inverno/1999, já para os de fase fêmea com ovos, verificou-se diferença no verão e outono do primeiro ano, por apresentar a menor porcentagem de indivíduos (Tabela II).

Para a variação na abundância mensal dos indivíduos da FFCO, relacionada com a média de temperatura da água do fundo, analisada durante os dois anos, observou-se que houve diferença estatística somente no segundo ano (Spearman, $p < 0,05$) (Figura 7).

Tabela I. *Exhippolysmata oplophoroides*. Estatística descritiva para cada grupo de interesse. (n = número de indivíduos, min = mínimo, máx = máximo, CC = comprimento da carapaça, ep = erro padrão).

Grupo de interesse	n	min - máx (CC mm)	mediana	média ± ep
Jovens	70	4,2 – 5,9	5,5	5,3 ± 0,05
Fase macho	1.959	6,0 – 9,0	8,2	8,1 ± 0,01
Fase fêmea com ovos	4.391	6,1 – 16,5	10,5	10,6 ± 0,01
Fase fêmea sem ovos	1.756	9,1 – 15,6	10,0	10,3 ± 0,03
Total	8.176	4,2 – 16,5	9,8	9,9 ± 0,02

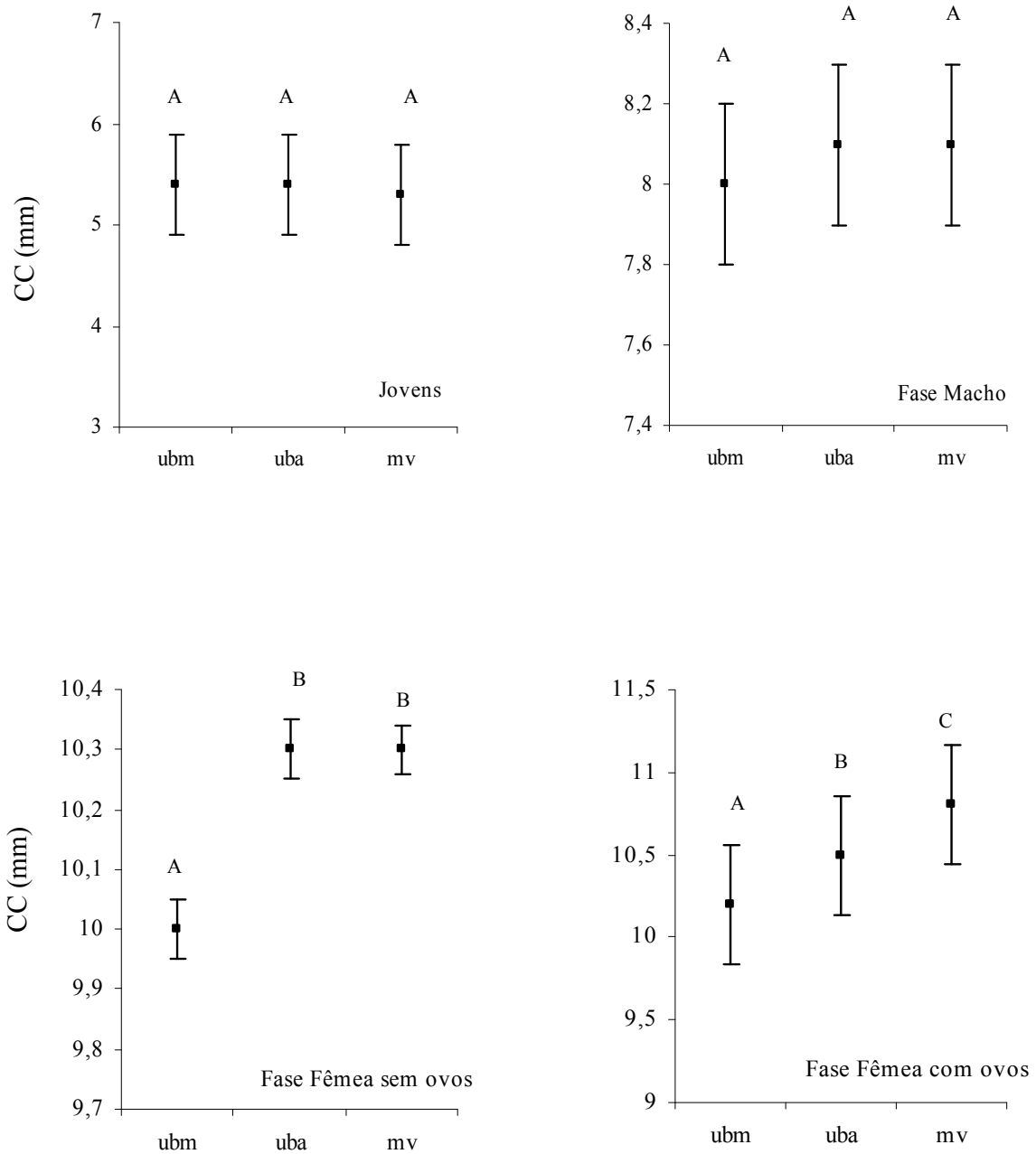


Figura 2. *Exhippolyasma oplophoroides*. Valores médios do comprimento da carapaça para cada grupo de interesse em cada enseada coletada, durante o período de estudo (ubm = ubatumirim; uba = Ubatuba; mv = Mar Virado; erro padrão \perp \top e médias \blacksquare) (As letras diferentes em cada grupo de interesse indicam diferenças estatísticas entre o tamanho médio dos indivíduos amostrados em cada enseada).

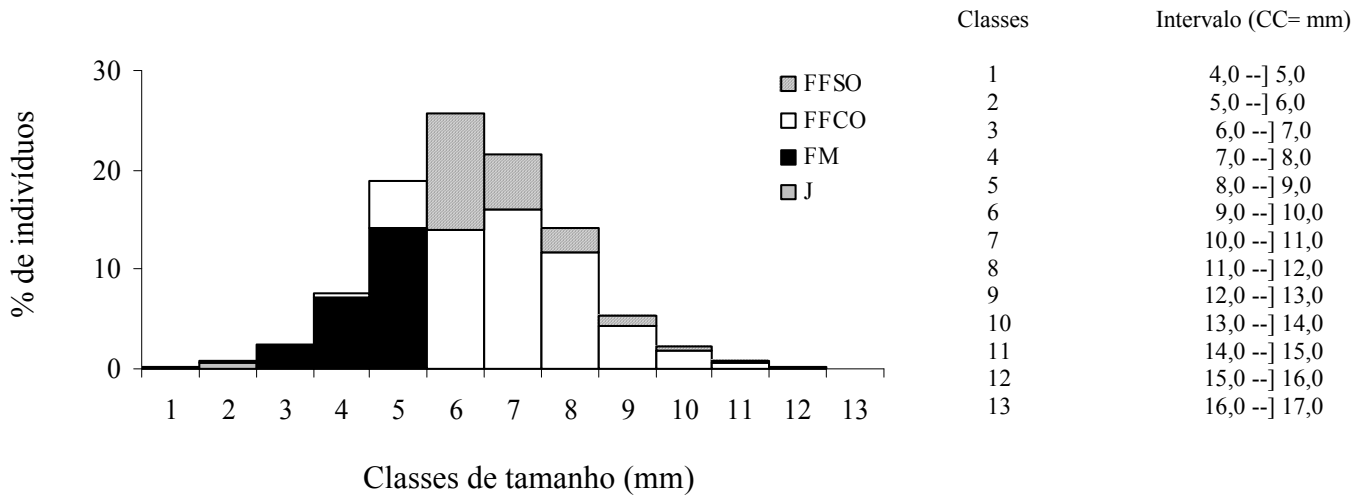


Figura 3. *Exhippolysmata oplophoroides*. Distribuição de frequência por classes de tamanho, para os indivíduos coletados no período de janeiro de 1998 a dezembro de 1999 (J= jovens; FM=fase macho; FFCO= fase fêmea com ovos; FFSO= fase fêmea sem ovos).

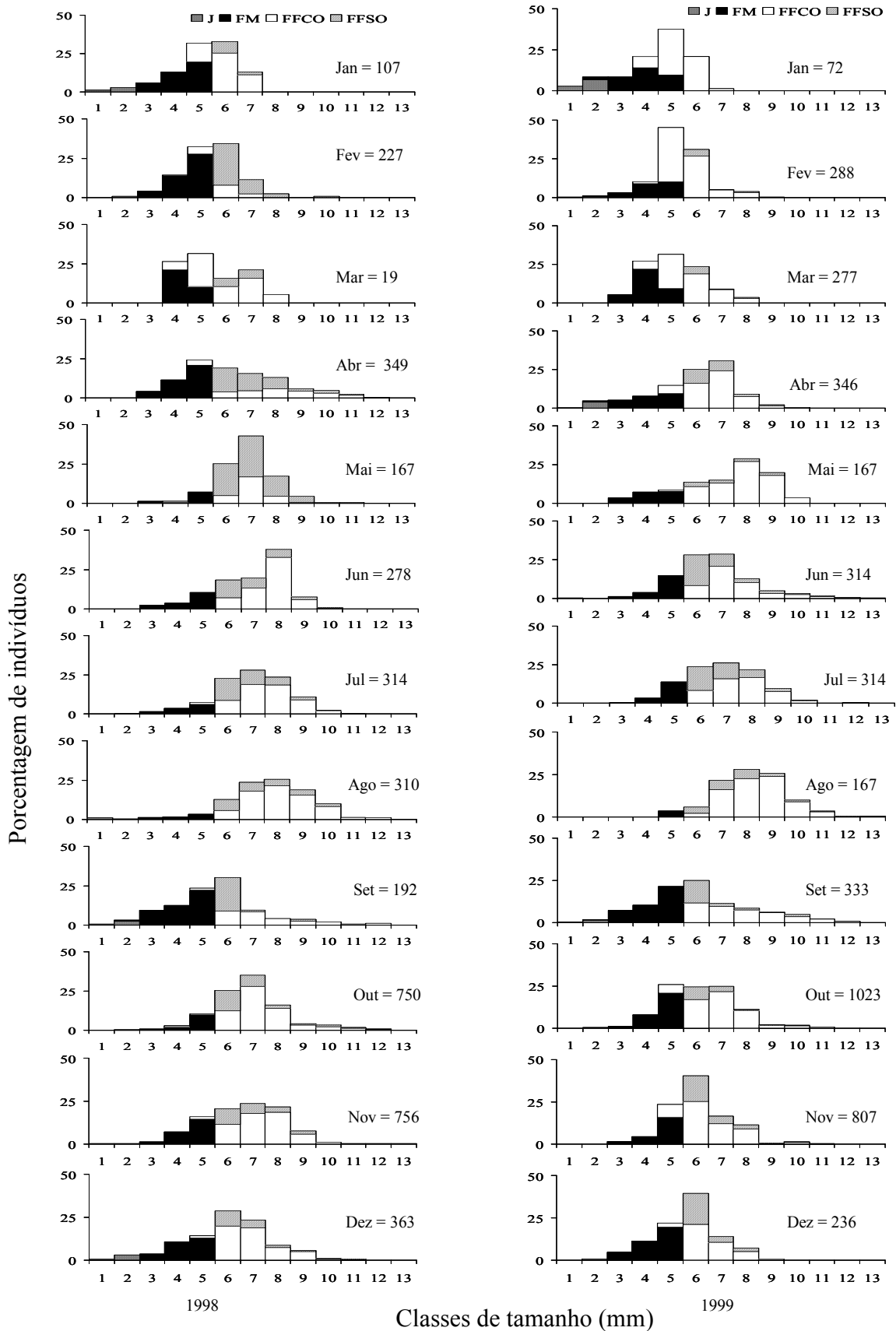


Figura 4. Distribuições de freqüências mensais dos indivíduos de *E. oplophoroides*, nas classes de tamanho, durante o período de estudo. (J = jovens; FM = fase macho; FFCO = fase fêmea com ovos; FFSO = fase fêmea sem ovos).

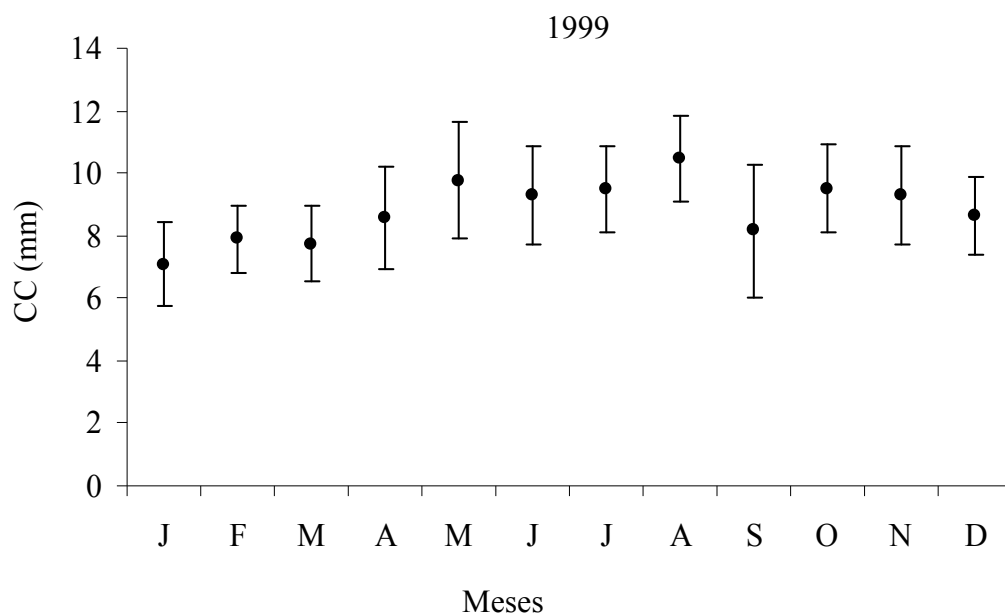
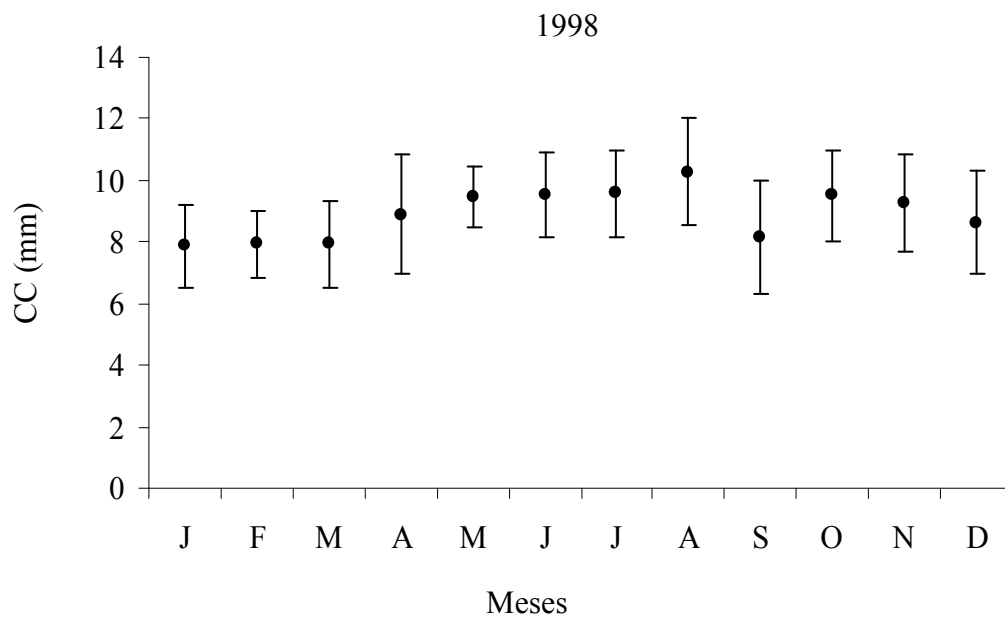


Figura 5. Resultado da análise modal (MIX) mostrando os valores médios do comprimento da carapaça dos indivíduos de *E. oplophoroides* em cada mês, durante os dois anos amostrados (desvio padrão \perp \top e médias \blacksquare).

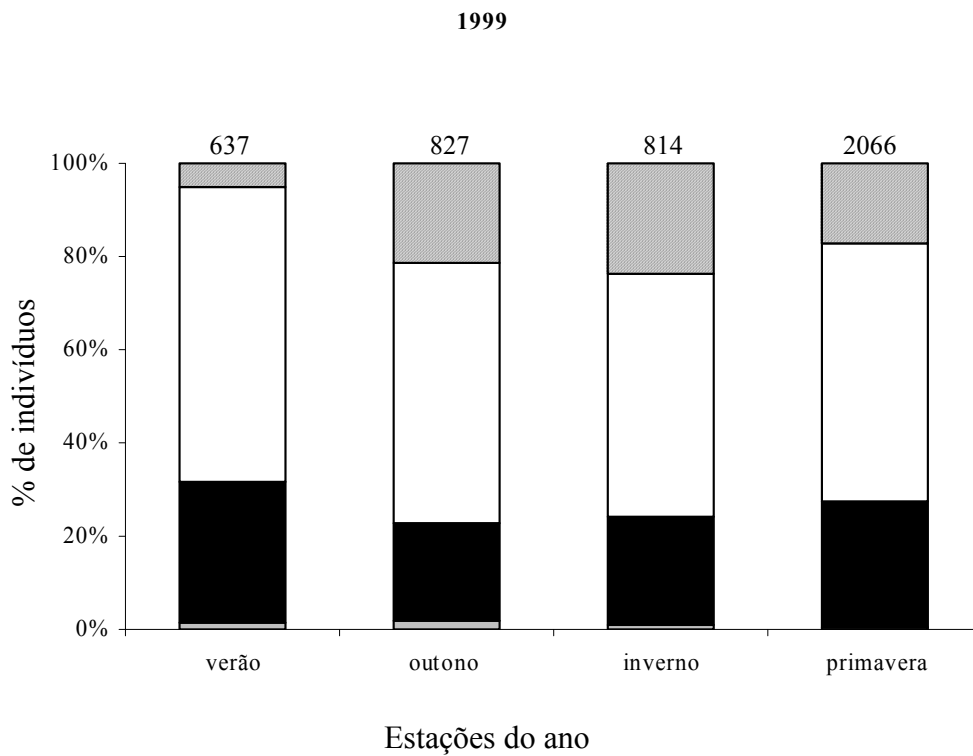
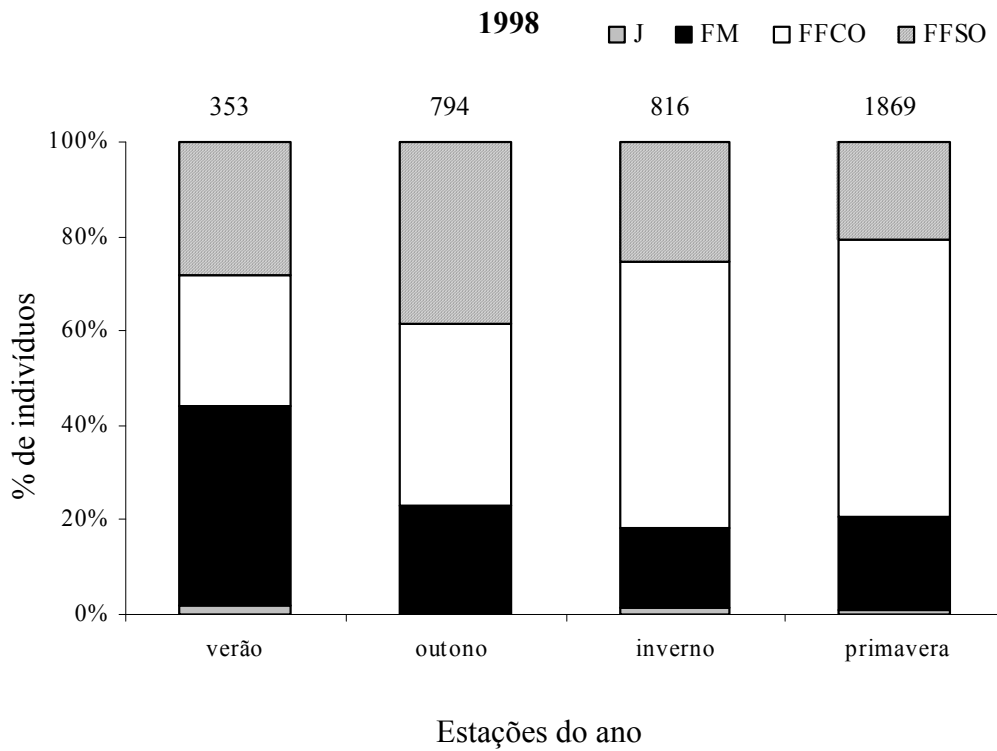


Figura 6. *Exhippolysmata oplophoroides*. Porcentagem dos indivíduos em cada estação do ano, durante o período de estudo (1998 e 1999). (J = jovens; FM = fase macho; FFCO = fase fêmea com ovos; FFSO = fase fêmea sem ovos).

Tabela II. *Exhippolysmata oplophoroides*. Porcentagem de indivíduos, de cada grupo de interesse, em cada estação do ano, durante o período de estudo (N = número de indivíduos amostrados).

ANO	Estações do ano	N	Jovens (%)	Fase macho (%)	Fase fêmea com ovos (%)	Fase fêmea sem ovos (%)
1998	Verão	353	2 ab	42 a	27 d	28 ab
	Outono	794	0 b	23 bc	39 c	38 a
	Inverno	816	1 ab	17 c	56 a	25 b
	Primavera	1869	1 a	20 c	59 ab	21 bc
1999	Verão	637	2 ab	30 b	63 a	5 d
	Outono	827	2 ab	21 c	56 ab	22 bc
	Inverno	814	1 a	23 bc	52 b	24 b
	Primavera	2066	0 ab	27 b	55 b	17 c

As letras diferentes na mesma coluna indicam diferenças estatísticas entre as estações do ano para cada grupo de interesse (MANAP = $p < 0,05$).

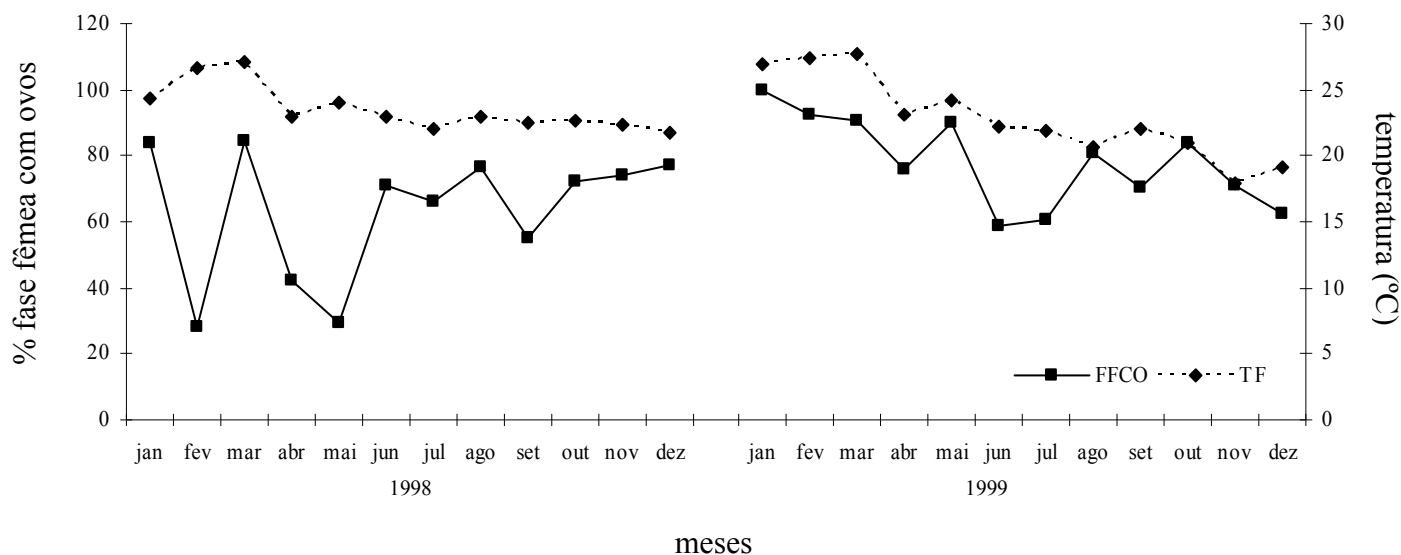


Figura 7. *Exhippolysmata oplophoroides*. Variação mensal na porcentagem fase fêmea com ovos e a média de temperatura nas áreas estudadas, de janeiro/1998 a dezembro de 1999 (FFCO = fase fêmea com ovos; TF = temperatura de fundo).

Discussão

Embora a maioria das espécies de Crustacea Decapoda tenha sexo separado, o hermafroditismo protândrico tem sido relatado para várias espécies, particularmente, para os camarões carídeos (Yaldwyn, 1966; Policansky, 1982; Bauer, 1986). Segundo Bauer (2000), nas espécies hermafroditas protândricas, um indivíduo matura primeiro como macho e depois com o aumento de tamanho muda de sexo. De acordo com as evidências morfológicas, observadas no segundo capítulo desta tese, pode-se verificar que a estrutura do apêndice masculino de *E. oplophoroides* foi bem nítida nos indivíduos de menores tamanhos (fase macho), sendo esse apêndice todo coberto de espinhos; enquanto que para a fase fêmea com ovos tal estrutura apresentava-se menor e desprovida de espinhos. Assim, pode-se sugerir que essa espécie apresenta hermafroditismo.

Com base nos resultados obtidos nos capítulos dois e três, foi possível determinar que a população de *E. oplophoroides* é composta por indivíduos jovens que se tornam um macho funcional (fase macho) e só depois que alcançam um tamanho de aproximadamente 9,0 mm de CC é que esses mudam de sexo, podendo observar pouca sobreposição entre os machos maiores e fêmeas menores. De modo geral, infere-se que esse camarão-espinho, primeiramente, se reproduz como macho e com o aumento de tamanho se torna um hermafrodita funcional, podendo agir tanto como macho ou até mesmo comporta-se como fêmeas reprodutivas na população.

Os menores valores médios do comprimento da carapaça, para cada grupo de interesse, verificados na enseada de Ubatumirim, podem ser explicados por duas hipóteses: a primeira seria a migração desses indivíduos para as regiões mais ao sul. Dessa forma, o deslocamento deste carídeo, para as enseadas de Ubatuba e Mar Virado, pode estar relacionado com a busca de sedimentos mais finos encontrados em ambas as enseadas, como verificado na análise dos fatores ambientais do capítulo I, propiciando um melhor estabelecimento dessa espécie. A segunda hipótese seria que o alto teor de matéria orgânica registrado, principalmente em Ubatuba e Mar Virado, provavelmente, esteja favorecendo um maior crescimento desse organismo. Nesse aspecto, sugere-se que *E. oplophoroides* utiliza a matéria orgânica do sedimento para se alimentar, sendo,

este fator ambiental, considerado importante para o crescimento e desenvolvimento da espécie.

De acordo com resultados da estrutura populacional, observou-se que *E. oplophoroides* apresentou um padrão de distribuição unimodal. Para Bauer (1992), a unimodalidade é comumente vista em carídeos que habitam ambientes tropicais e subtropicais. Assim, a presença de fêmeas ovígeras na população durante todos os meses amostrados e, conseqüentemente, um recrutamento contínuo de jovens, o qual foi melhor evidenciado no capítulo três, sugere-se que este camarão-espinho, nas três enseadas estudadas, apresenta um equilíbrio dinâmico e uma estrutura estável com recrutamento e mortalidade constante, corroborando com os dados obtidos por Bauer (1989) em seu estudo sobre a reprodução e recrutamento de nove espécies de carídeos, o qual verificou que muitas fêmeas com larvas próximas a serem eclodidas apresentavam um ovário maduro pronto para ser novamente desovado, sendo tais evidências características típicas de uma população unimodal.

Para o padrão de crescimento de *E. oplophoroides* observado nos meses amostrados, por meio dos resultados obtidos pelo programa MIX, verificou-se que o menor tamanho médio dos indivíduos capturados foi encontrado nos meses do verão e em setembro, de ambos os anos. Esse fato pode ser explicado pela maior porcentagem de jovens registrada nesses períodos. Alguns autores trabalhando com as espécies de Decapoda, também registraram um recrutamento contínuo de jovens, com picos em certas estações do ano, tal como verificado nos estudos realizados com *Brachyura* por Mantelatto & Fransozo (1999); Reigada & Negreiros-Fransozo (2000); Pinheiro & Fransozo (2002); Braga *et al.* (*in press*) e com os *Penaeoidea* por Bauer & Vega (1992); Nakagaki & Negreiros-Fransozo (1998); Fransozo *et al.* (2000) e Costa & Fransozo (2004).

Além disso, apesar da baixa abundância dos jovens amostrada no estudo, pode-se observar uma maior porcentagem nos meses do verão. Pires-Vanin *et al.* (1993) mencionaram que durante essa estação ocorre à entrada das Águas Central do Atlântico Sul (ACAS), que favorece uma grande quantidade de fitoplâncton, zooplâncton e bactérias heterótrofas. Assim, nessa época, esses organismos holoplanctônicos são considerados fortes contribuintes da grande quantidade de matéria orgânica que se dirige para o fundo, sendo esta aproveitada por muitas espécies bentônicas, e possivelmente, pelos jovens de *E. oplophoroides*. Portanto, tal fonte de alimentação,

provavelmente, favorece a maior abundância desses recrutas durante esses meses do verão.

Somente foram encontrados indivíduos maiores que 4,0 mm de comprimento de carapaça, corroborando com os trabalhos efetuados por Chacur-Negreiros-Fransozo (1998) e por Fransozo *et al* (2005). Desse modo, a ausência desses indivíduos menores que os obtidos neste estudo, pode estar relacionada com a distribuição diferencial desses carídeos, provavelmente, devido à necessidade de proteção e alimentação. Outro aspecto que pode ser abordado é a metodologia de coleta utilizada para ambos os estudos, a qual pode não ter sido adequada para a captura desses organismos tão pequenos. No entanto, seriam necessários estudos mais detalhados sobre a distribuição desses juvenis para se chegar a uma conclusão mais precisa.

O período reprodutivo nos crustáceos decápodos pode ser determinado pela presença de fêmeas ovígeras na população durante o ano. Bauer (1992) relatou que os carídeos que habitam as águas temperadas apresentam um período reprodutivo mais restrito quando comparado com os de regiões tropicais e subtropicais. Assim, os carídeos de águas tropicais apresentam uma reprodução contínua, provavelmente, por causa das elevadas temperaturas das águas tropicais que possibilitam a reprodução durante todo o ano, e que com o aumento da latitude, a estação reprodutiva se torna cada vez mais restrita aos períodos de temperatura mais propícia.

Para *E. oplophoroides* observou-se uma grande proporção de indivíduos com ovos aderidos aos pleópodos durante todos os meses amostrados, indicando uma alta capacidade reprodutiva e, conseqüentemente, um período reprodutivo prolongado. Tal fato corrobora com os estudos realizados por Chacur & Negreiros-Fransozo (1998) e por Fransozo *et al.* (2005). Alguns autores como Felder (1982), Bauer (1985), Bauer (1989), Galvão & Bueno (2000), Lima & Oshiro (2002a), Lima & Oshiro (2002b), Mossolin & Bueno (2002) e Mossolin *et al.* (2006) também encontraram um padrão de reprodução contínuo para as espécies de carídeos que habitam regiões tropicais. Nesse sentido, algumas espécies de carídeos apresentam fêmeas ovígeras ausentes em um determinado período do ano. Essa interrupção do processo reprodutivo caracteriza uma típica reprodução sazonal, como é observado para as espécies que habitam águas temperadas como *Pontophilus spinosus* e *Caridion gordonii* por Allen (1966); *P. macrodactylus* por Omori & Chida (1988) e *P. gravieri* por Kim & Hong (2004).

Muitos autores têm sugerido que alguns fatores podem regular o período reprodutivo de uma determinada espécie. De acordo com Sastry (1983), o período

reprodutivo é visto como sendo relacionado com a temperatura, com variabilidade de alimento para as larvas e com a latitude na qual uma dada população está localizada. Bauer (1989) acredita que a variação na temperatura da água é um fator decisivo na reprodução dos carídeos, regulando a sua periodicidade da desova. Assim, no presente estudo, pode-se observar uma correlação significativa entre a frequência relativa dos indivíduos de fase fêmea com ovos e a temperatura da água do fundo somente no segundo ano, tal fato pode ser devido a menor temperatura registrada nesse ano. No entanto, a alta porcentagem de adultos com ovos, durante todos os meses de 1998 e 1999 indica que *E. oplophoroides* apresenta uma alta capacidade de se reproduzir durante o ano todo, e que a variação dos fatores ambientais, registrada nas três enseadas estudadas, não interferiu diretamente na época reprodutiva desse carídeo.

De modo geral, pode-se concluir que as espécies que habitam águas tropicais não sofrem muita variação ambiental, conforme é visto nas águas temperadas. Desse modo, essas condições abióticas, registradas nas três enseadas, demonstraram ser favoráveis para *E. oplophoroides*, promovendo, para essa população, um equilíbrio dinâmico e uma reprodução durante todo o ano. Porém, muitas características ainda necessitam ser elucidadas, como por exemplo, os padrões de natalidade e mortalidade, os efeitos latitudinais, a ecologia das larvas, além de aspectos relacionados com o comportamento e com os padrões reprodutivos. Estes estudos promoverão um melhor entendimento na dinâmica populacional dessa espécie.

Referências bibliográficas

- ALLEN, J. A. 1966. The dynamics and interrelation of mixed population of Caridea found off the North-East coast of England. *In*: H. B. Barnes (eds) Allen & Unwin. (pp: 45-66). Some Contemporary Studies of Marine Science.
- BAUER, R. T. 1985. Diel and seasonal variation in species composition and abundance of caridean shrimps (Crustacea, Decapoda) from seagrass meadows on the north coast of Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*. 36 (1): 150-162.
- BAUER, R. T. 1986. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. *Biological Bulletin*. 170: 11-31.
- BAUER, R. T. 1989. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 127: 175-187.
- BAUER, R. T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. *Invertebrate Reproduction and Development*. 22: 193-202.
- BAUER, R. T. 2000. Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: A unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *Journal of Crustacean Biology*. 20 (2): 116-128.
- BAUER, R. T. & L. R. VEGA. 1992. Pattern of reproduction and recruitment in two sicyoniid shrimp species (Decapoda: Penaeoidea) from a tropical seagrass habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 161: 223-240.

- BERTINI, G.; A. FRANSOZO & R. C. COSTA. 2001. Ecological distribution of three species of *Persephona* (Brachyura: Leucosiidae) in the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Nauplius*. 9 (1): 31-42.
- BRAGA, A. A.; A. FRANSOZO; G. BERTINI & P. B. FUMIS. *in press*. Bathymetric distribution and recruitment of the spider crab *Libinia spinosa* H. Milne Edwards, 1834 (Brachyura, Majoidea) in the Ubatuba and Caraguatatuba regions, northern coast of São Paulo, Brazil. *Senckenbergiana Biologia*.
- CHACUR, M. M. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 1998. Aspectos biológicos do camarão-espinho *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Crustacea, Caridea, Hippolytidae). *Revista Brasileira de Biologia*. 59 (1): 173-181.
- CORREA, C. & M. THIEL. 2003. Population structure and operational sex ratio in the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology*. 23 (4): 849-861.
- COSTA, R. C., & A. FRANSOZO. 2004. Abundance and ecologic distribution of the shrimp *Rimapenaeus constrictus* (Crustacea: Penaeidae) on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Natural History*. 38: 901-912.
- CURI, P. R. & R. V. MORAES. 1981. Associação, homogeneidade e contrastes entre proporções em tabelas contendo distribuições multinomiais. *Ciência e Cultura*. 33 (5): 712-722.
- DAILEY, M. D & S. RALSTON. 1986. Aspects of the reproductive biology, spatial distribution, growth, and mortality of the deepwater caridean shrimp, *Heterocarpus laevigatus*, in Hawaii. *Fishery Bulletin*. 84 (4): 915-925.
- DÍAZ, H. & J. E. CONDE. 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of Marine Science*. 45 (1): 14-163.

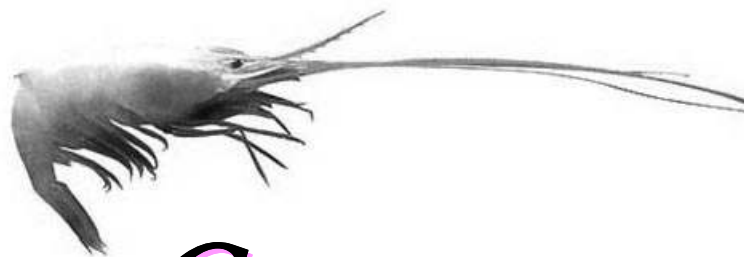
- FELDER, D. L. 1982. Reproduction of the snapping shrimps *Synalpheus fritzmuelleri* and *S. apioceros* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) on a sublittoral reef off Texas. *Journal of Crustacean Biology*. 2 (4): 535-543.
- FLORES, A. A. V. & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 1999. On the population biology of the mottled shore crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) (Brachyura, Grapsidae) in a subtropical area. *Bulletin of Marine Science*. 65 (1): 59-73.
- FONTELES-FILHO, A. A. 1989. *Recursos pesqueiros, biologia e dinâmica populacional*. Imprensa Oficial do Ceará. 296p.
- FRANSOZO, V.; R. C. COSTA; G. BERTINI & V. J. COBO. 2005. Population biology of spine shrimp *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis) (Caridea, Hippolytidae) in a subtropical region, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 22 (4): 1078-1084.
- FRANSOZO A.; R. C. COSTA; M. A. A. PINHEIRO; S. SANTOS. & F. L. M. MANTELATTO. 2000. Juvenile recruitment of the seabob *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Decapoda, Penaeidea) in the Fortaleza Bay, Ubatuba, SP, Brazil. *Nauplius*. 8 (2): 179 -184.
- FRANSOZO, A.; F. D. RODRIGUES; F. A. M. FREIRE & R. C. COSTA. 2004. Reproductive biology of the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in the Botucatu region, São Paulo, Brazil. *Nauplius*. 12: 119-126.
- GALVÃO, R. & S. L. S. BUENO. 2000. Population structure and reproductive biology of the camacuto shrimp *Atya scabra* (Leach, 1815) (Decapoda, Caridea, Atyidae), from São Sebastião Brazil. *Crustacean Issue*. 12: 291-299.

- GONÇALVES, P. L. & N. F. FONTOURA. 1999. Dinâmica populacional de *Palaemonetes argentinus* na Lagoa da Fortaleza, Rio Grande do Sul, Brasil (Decapoda, Palaemonidae). *Iheringia, Série Zoologia*. 86: 171-182.
- HENDERSON, P. A. & R. H. A. HOLMES. 1987. On the population biology of the common shrimp *Crangon crangon* (L.) (Crustacea: Caridea) in the severn estuary and Bristol Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 67: 825-847.
- HOLTHUIS, L. B. 1980. *FAO species catalogue. Shrimps an Prawns of the World*. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fisheries Synopsis. VI: nº 125. 231p.
- HUTCHINSON, G. E. 1981. *Introducción a la ecología de poblaciones*. Barcelona: Blume. 492p.
- KIM, S. 2005. Population structure, growth, mortality, and size at sexual maturity of *Palaemon gravieri* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology*. 25 (2): 226-232.
- KIM, S. & S. Y. HONG. 2004. Reproductive biology of *Palaemon gravieri* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology*. 24 (1): 121-130.
- LIMA, G. V. & L. M. Y. OSHIRO. 2002 a. Aspectos reprodutivos de *Palaemon pandaliformis* (Stimpson) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) no Rio Sahy, Mangaratiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 19 (3): 855-860.
- LIMA, G. V. & L. M. Y. OSHIRO. 2002 b. Aspectos reprodutivos de *Potimirim glabra* (Kingsley) (Crustacea, Decapoda, Atyidae) no Rio Sahy, Mangaratiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 19 (3): 861-866.
- LLODRA, E. R.; P. A. TYLER & J. T. P. COPLEY. 2000. Reproductive biology of three caridean shrimp, *Rimicaris exoculata*, *Chorocaris chacei* and *Mirocaris*

- fortunata* (Caridea: Decapoda), from hydrothermal vents. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 80: 473-484.
- MAC DONALD, P. D. & T. J. PITCHER. 1979. Age-groups from size frequency data: A versatile and efficient method of analyzing distribution mixtures. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*. 987-1001.
- MANTELATTO, F. L. M. & L. R. BARBOSA. 2005. Population structure and relative growth of freshwater prawn *Macrobrachium brasiliense* (Decapoda, Palaemonidae) from São Paulo State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*. 17 (3): 245-255.
- MANTELATTO, F. L. M. & A. FRANSOZO. 1999. Reproductive biology and moulting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 72(1): 63-76.
- MOSSOLIN, E. C. & S. L. S. BUENO. 2002. Reproductive biology of *Macrobrachium olfersii* (Decapoda: Palaemonidae) in São Sebastião, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*. 22 (2): 367-376.
- MOSSOLIN, E. C.; R. M. SHIMIZU & S. L. S. BUENO. 2006. Population structure of *Alpheus armillatus* (Decapoda, Alpheidae) in São Sebastião and Ilhabela, Southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*. 26 (1): 48-54.
- NAKAGAKI, J. M., & M. L. NEGREIROS-FRANSOZO. 1998. Population biology of *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) (Decapoda: Penaeidae) from Ubatuba bay, São Paulo, Brazil. *Journal of Shellfish Research*. 17 (4): 931-935.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; J. I. GONZÁLES-GORDILLO & A. FRANSOZO. 2002. First larval stage of *Exhippolysmata oplophoroides* (Holthuis, 1948) (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) obtained in laboratory. *Nauplius*. 10 (1): 67 – 71.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L.; A. L. D. REIGADA & J. M. NAKAGAKI. 1999. Diel variations in decapod catch rate and size of captures individuals in a subtropical area of Brazil. In: J. C. V. V Klein & F. R. Schram (eds.). *The Biodiversity Crisis*

- and *Crustacea*, Crustacean Issues. Vol. 12 (pp. 643-656). A. A. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- OH, C. W. & R. G. HARTNOLL. 2004. Reproductive biology of the common shrimp *Crangon crangon* (Decapoda: Crangonidae) in the central Irish Sea. *Marine Biology*. 144: 303-316.
- OMORI, M. & Y. CHIDA. 1988. Reproductive ecology of a caridean shrimp *Palaemon macrodactylus* in Captivity. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 54 (3): 377-383.
- PINHEIRO, M. A. A. & A. FRANSOZO. 2002. Reproduction of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) on the Brazilian Coast near 23° 30'. *Journal of Crustacean Biology*. 22: 416-428.
- PIRES-VANIN, A. M. S.; C. L. D. B. ROSSI-WONGTSCHOWSKI; E. AIDAR; H. S. L. MESQUITA; L. S. H. SOARES; M. KATSURAGAWA & Y. MATSUURA. 1993. Estrutura e função do ecossistema de plataforma continental do Atlântico Sul brasileiro: síntese dos resultados. *Publicação Especial Oceanográfico*. (10): 217-231.
- POLICANSKY, D. 1982. Sex change in plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 471-495.
- REIGADA, A. L. D. & M. L. NEGREIROS- FRANSOZO. 2000. Reproductive cycle of *Hepatus pudibundus* (Herbst, 1785) (Crustacea, Decapoda, Calappidae) in Ubatuba, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*. 60 (3): 483-491.
- SASTRY, A. N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In. J. J. Vernberg & W. B. Vernberg (eds.). *The Biology of Crustacea*. Vol. 8 (pp. 179 – 270). Academic Press.
- SOUZA, G. D. & N. F. FONTOURA. 1995. Crescimento de *Macrobrachium potiuna* no Arroio Sapucaia, município de Gravataí, Rio Grande do Sul (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Revista Brasileira de Biologia*. 55: 51-63.

- SPIVAK, E. D.; M. A. GAVIO & C. E. NAVARRO. 1991. Life history and structure of the world's southernmost *Uca* population: *Uca uruguayensis* (Crustacea, Brachyura) in Mar Chiquita lagoon (Argentina). *Bulletin of Marine Science*. 48 (3): 679-688.
- WENNER, E. L.; W. P. LII. COON; P. A. SANDIFER & M. H. Jr. SHEALY. 1991. *A Comparison of species composition and abundance of Decapod Crustaceans and fishes from the North and South edisto rivers in South Carolina*. South Carolina Marine Resources Center Technical Report. 48p.
- YALDWYN, J. C. 1966. Protandrous hermaphroditism in decapod prawn of the families Hippolytidae and Campilonotidae. *Nature*. 209: 1366-1378.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, Upper Saddle River. 663p.



Considerações

Finais

Esta tese agrupou informações sobre a biologia de *Exhippolysmata oplophoroides*, enfocando a sua distribuição ecológica e a sua biologia populacional em três enseadas da região de Ubatuba. Além disso, foram analisados o crescimento relativo e o padrão sexual.

Para a distribuição ecológica foi verificada uma associação na ocorrência de *E. oplophoroides* com a granulometria fina. A preferência dessa espécie por esses locais que apresentam sedimento fino seria o alto teor de matéria orgânica registrado nesses transectos, o qual, provavelmente, está servindo como um recurso de alimento para este camarão-espinho ou até mesmo para suas presas. Além disso, a grande diversidade de foraminíferos encontrada em Ubatuba pode está servindo de alimento para este camarão-espinho.

Outro fator que pode ser considerado importante na distribuição dessa espécie é a grande quantidade de material orgânico em decomposição, tal como algas, folhas e gravetos encontrados nos transectos V e VI de Ubatuba e Mar Virado, que podem ter contribuído para o estabelecimento desse camarão-espinho e à sua permanência nestes locais.

Em relação à distribuição temporal de *E. oplophoroides* observou-se uma alta abundância nos meses da primavera. Deste modo, a migração desses indivíduos durante essa época, possivelmente, está relacionada com a ação da Água Central do Atlântico Sul. Assim, a influência dessa massa de água na abundância dessa espécie pode ser confirmada, principalmente, pela sua alta ocorrência no transecto I, da enseada do Mar Virado, no mês de outubro. Nesse sentido, infere-se que a dinâmica da ACAS, possivelmente, promoveu a entrada desses indivíduos, que estão nas proximidades do canal de São Sebastião, para esse local de estudo.

A baixa ocorrência da espécie nos meses do verão pode ser devida à alta temperatura de fundo registrada nas regiões abrigada e batida, sendo tais áreas, consideradas preferenciais para esse carídeo. Deste modo, pode se inferir que essa alta temperatura registrada nesses locais durante essa estação pode ter promovido a migração desses indivíduos para outras áreas onde as condições são mais propícias ao seu estabelecimento.

No segundo capítulo foram descritos a morfologia e o crescimento alométrico dos caracteres sexuais secundários de *E. oplophoroides*, sendo possível observar

evidências morfológicas importantes para determinar o padrão sexual dessa espécie, tais como, a presença de gonóporos masculino e feminino em ambas as fases e o apêndice masculino em todos os indivíduos analisados.

A estrutura do apêndice masculino de *E. oplophoroides* foi bem nítida nos indivíduos de menores tamanhos (FM), sendo este apêndice todo coberto de espinhos. Já os indivíduos de fase fêmea (FF) apresentaram um resquício de apêndice masculino desprovido de espinhos e esse vestígio se torna menor ou desaparecem com o aumento de tamanho dos indivíduos. De modo geral, com os resultados morfométricos analisados, sugere-se que os indivíduos menores de *E. oplophoroides* agem como macho e só depois que atingem um tamanho maior mudam de sexo, sendo caracterizados como um indivíduo hermafrodita protândrico.

Com os resultados do crescimento relativo em *E. oplophoroides* foi possível determinar a distinção entre as fases macho e fêmea dos indivíduos. Dessa forma, as relações que melhor evidenciaram tal fato foram CPL vs. CC e CAM vs. CC, sendo que as duas relações se completam na distinção das fases macho e fêmea.

O resultado da relação CPL vs. CC demonstrou, para os indivíduos de fase fêmea, um aumento considerável no comprimento da pleura do segundo segmento abdominal. Neste aspecto, infere-se que a expansão desta pleura promove uma maior superfície na região ventral do abdome da fêmea, possibilitando uma melhor incubação e proteção dos ovos.

Na análise do comprimento do apêndice masculino ficou nítido que durante a fase fêmea este apêndice diminui muito, demonstrando que a partir de 9,3 mm de CC ocorre uma enantometria, ou seja, com o crescimento do corpo ocorre uma diminuição significativa nesse apêndice, sugerindo-se, assim, o início da fase fêmea sexualmente matura na população.

De acordo com as características morfológicas externas, verificadas no capítulo três para *E. oplophoroides*, foi possível inferir que essa espécie se desenvolve primeiro como macho (fase macho) e com o aumento de tamanho e idade, apresentam características tipicamente femininas, passando então para a fase fêmea evidenciando, assim, um hermafroditismo protândrico. Porém, além dessas características externas, na maioria dos indivíduos verificou-se a presença de gônada ovoteste, gonóporos feminino e masculino e a retenção de ductos masculinos e produção de espermatozóide durante a fase fêmea.

Por meio das evidências registradas neste estudo, de fêmeas com ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário e com estágio gonadal avançado pode-se inferir que os indivíduos de fase fêmea de *E. oplophoroides* possuem a capacidade de apresentar mais de um ciclo ovariano e, conseqüentemente, mais de uma oviposição durante o mesmo período reprodutivo.

Histologicamente foi possível verificar a presença de espermatozóides e óvulos maduros na gônada de um mesmo indivíduo de *E. oplophoroides*, evidenciando um hermafroditismo protândrico simultâneo. Assim, de acordo com as análises morfológicas e histológicas realizadas para *E. oplophoroides*, sugere-se que durante a fase fêmea essa espécie pode reproduzir tanto como macho tão bem como fêmea em um mesmo ciclo reprodutivo.

De acordo com os resultados da biologia populacional, destacados no quarto capítulo, observou-se que a população de *E. oplophoroides* apresenta um padrão unimodal. De acordo com o recrutamento contínuo de jovens registrado para este camarão-espinho, infere-se que essa espécie apresenta um equilíbrio dinâmico e uma estrutura estável, com recrutamento e padrões de natalidade e mortalidade constantes.

Em relação ao período reprodutivo, os dados registrados no capítulo quatro para *E. oplophoroides* indicaram uma grande proporção de indivíduos com ovos aderidos aos pleópodos durante todos os meses amostrados, demonstrando uma alta capacidade reprodutiva e, conseqüentemente, um período reprodutivo prolongado. Além disso, observou-se uma correlação significativa entre a freqüência relativa de fase fêmea com ovos e a temperatura da água do fundo somente no segundo ano. Assim, conclui-se que alta porcentagem de fase fêmea com ovos durante todos os meses de 1998 e 1999 indica que *E. oplophoroides* apresenta um sucesso reprodutivo durante o ano todo e que os fatores ambientais registrados nas três enseadas estudadas demonstraram favoráveis para *E. oplophoroides*, promovendo para essa população, um equilíbrio dinâmico e uma reprodução durante todo o ano.

De modo geral, mais estudos para comparar a morfologia, a estrutura social e as características ecológicas são necessários, para obter informações necessárias para o entendimento da interação entre as espécies de Caridea e os diversos aspectos biológicos estudados.



Apêndice



Tabela 1. **Fatores ambientais.** Valores médios e desvio padrões obtidos nos transectos amostrados, para as três enseadas e ilhas, nos anos de 1998 e 1999 (UBM = Ubatumirim; UBA = Ubatuba; MV= Mar Virado).

Fatores Abióticos		Salinidade de fundo (‰)		Temperatura de fundo (°C)		Matéria Orgânica (%)		Profundidade (m)		Número de indivíduos		
		1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999	Total
I	UBM	35,6 ± 2,4	35,5 ± 1,1	21,4±2,3	20,4±2,6	1,2±0,8	0,8±0,3	23,6±1,3	22,8±0,4	1	9	10
	UBA	35 ± 1,6	35,8 ± 0,9	22±2,1	21,1±2,6	1,3±0,8	3,6±5,6	22,6±1,6	21±0,9	0	4	4
	MV	34,9 ± 1,9	35,1 ± 1,3	21,2±2,2	21,1±2,6	4,9±2,6	5,8±1,5	22,1±0,9	20,8±0,6	1004	75	1079
II	UBM	34,8 ± 0,9	35,4 ± 1,1	21,6 ± 2,3	21,3 ± 3,0	2,9 ± 1,3	4,4 ± 1,3	17,8 ± 0,9	18,0 ± 0,5	22	41	63
	UBA	34,6 ± 1,5	35,5 ± 0,9	22,7 ± 2,2	22,2 ± 3,1	2,3 ± 1,8	3,4 ± 2,9	16,2 ± 0,6	16,3 ± 0,7	4	109	113
	MV	34,6 ± 1,7	34,7 ± 1,3	22,5 ± 1,8	21,7 ± 3,2	7,0 ± 1,7	4,5 ± 0,6	15,2 ± 0,9	15,3 ± 2,3	491	407	898
III	UBM	34,7 ± 1,2	35,2 ± 1,1	22,7 ± 1,9	22,2 ± 3,1	4,8 ± 0,7	3,1 ± 2,2	13,3 ± 0,8	12,9 ± 0,5	500	888	1388
	UBA	34,5 ± 1,6	35,4 ± 1	23,3 ± 2,2	22,7 ± 3,3	11,6 ± 2,9	7,4 ± 2,6	11,2 ± 0,7	10,8 ± 0,8	380	68	448
	MV	34,4 ± 1,2	34 ± 1,6	23,4 ± 2,0	22,5 ± 3,1	4,9 ± 2,1	5,4 ± 1,5	10,7 ± 0,3	10,7 ± 0,3	792	405	1197
IV	UBM	34,6 ± 1,3	34,8 ± 1,2	24,4 ± 2,1	23,6 ± 3,2	3,6 ± 1,2	3,7 ± 0,6	5,7 ± 0,7	6,0 ± 0,3	2	9	11
	UBA	34 ± 1,6	34,8 ± 1,3	24,7 ± 2,2	24,3 ± 3,5	6,1 ± 3,0	8,7 ± 0,5	5,5 ± 0,4	5,3 ± 0,5	104	141	245
	MV	34,2 ± 1,5	33,7 ± 1,8	24,1 ± 2,0	23,5 ± 3,6	5,4 ± 1,8	3,6 ± 1,0	6,4 ± 0,4	6,3 ± 0,4	213	250	463
V	UBM	34,5 ± 1,5	35,1 ± 1,4	24,4 ± 2,1	23,3 ± 3,2	2,1 ± 0,9	1,8 ± 1,1	6,9 ± 0,6	8,2 ± 0,8	152	374	526
	UBA	34,4 ± 1,7	35,3 ± 1,1	24,5 ± 2,3	23,2 ± 3,6	7,7 ± 6,0	4,3 ± 5,3	9,3 ± 1,0	10,4 ± 0,5	199	4142	4341
	MV	34,7 ± 1,3	33,9 ± 1,8	23,7 ± 2,1	22,5 ± 3,2	6,2 ± 4,8	6,2 ± 0,7	10,1 ± 0,5	10,2 ± 0,4	1427	723	2150
VI	UBM	34,5 ± 1,5	34,1 ± 2,2	24,6 ± 2,0	24,4 ± 3,0	4,9 ± 3,0	3,7 ± 2,7	4,7 ± 0,5	4,9 ± 0,9	66	248	314
	UBA	34,3 ± 2	34,9 ± 1,0	23,8 ± 1,9	23,6 ± 3,5	7,8 ± 2,8	7,8 ± 5,6	10,0 ± 0,5	9,2 ± 0,7	1912	187	2099
	MV	34,2 ± 1,7	33,1 ± 1,9	24,4 ± 2,5	23,8 ± 2,9	2,7 ± 1,0	2,7 ± 0,3	5,6 ± 0,7	6,2 ± 0,7	298	511	809

Tabela 2. **Fatores ambientais.** Valores médios e desvio padrões obtidos nos meses amostrados, para as três enseadas, nos anos de 1998 e 1999. (UBM= Ubatumirim; UBA=Ubatuba; MV= Mar Virado).

Mês	Enseadas	Salinidade de fundo (‰)		Temperatura de Superfície (°C)		Temperatura de fundo (°C)		Número de indivíduos		
		1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999	Total
Jan	UBM	35,5±0,4	35,1±0,1	29,9±0,7	29,9±1,1	22,8±5,1	22,5±4,4	1	35	36
	UBA	36,7±1,0	35,2±0,4	28,2±1,1	29,6±0,7	24,3±4,0	27,0±2,2	255	4	259
	MV	37,3±1,2	34,7±0,5	28,9±0,7	28,6±0,9	22,8±3,3	23,3±2,9	2	35	37
Fev	UBM	35,7±0,8	35,1±0,1	29,6±0,4	29,1±0,8	26,9±1,2	27,1±1,3	15	35	50
	UBA	34,7±0,5	34,4±0,8	29,6±0,5	28,3±0,6	26,7±1,7	27,4±1,4	267	122	389
	MV	35,3±0,4	34,0±0,6	29,4±0,6	28,9±0,6	27,3±1,7	27,3±1,6	78	135	213
Mar	UBM	35,0±0,6	35,1±0,4	27,9±0,3	29,4±0,4	24,5±2,8	26,7±2,9	1	8	9
	UBA	35,0±0,0	34,5±0,8	27,9±0,4	29,5±0,7	27,2±1,1	27,7±2,3	5	540	545
	MV	34,8±0,4	32,3±0,9	27,9±0,6	29,9±0,8	25,1±2,7	26,9±2,3	13	5	18
Abr	UBM	34,8±0,4	35,6±0,5	27,3±0,5	27,5±0,8	23,6±1,9	23,8±3,5	152	132	284
	UBA	35,3±0,5	36,8±0,4	27,2±0,4	28,3±0,5	23,0±1,0	23,2±2,0	388	607	995
	MV	35,0±0,0	34,6±1,5	26,5±0,4	25,5±0,6	24,7±1,7	24,4±1,2	152	51	203
Mai	UBM	35,2±0,5	35,0±0,0	24,7±0,4	25,4±0,4	24,4±0,4	25,1±1,1	11	12	23
	UBA	35,1±0,1	35,8±0,3	24,4±0,5	25,0±0,4	24,0±0,5	24,2±1,1	20	251	271
	MV	35,1±0,4	34,9±0,3	24,6±0,3	25,1±0,2	24,2±0,2	24,8±0,4	142	20	162
Jun	UBM	35,1±0,1	36,5±0,5	23,0±0,5	22,4±0,6	22,9±0,2	22,1±0,3	22	411	433
	UBA	35,9±0,3	36,0±0,7	23,1±0,3	22,2±0,5	23,0±0,0	22,2±0,3	79	389	468
	MV	34,8±0,4	35,9±0,7	22,7±0,4	21,4±0,2	22,4±0,3	21,8±0,2	280	25	305
Jul	UBM	35,2±0,4	34,5±0,6	21,8±0,2	21,9±0,7	21,3±0,2	21,8±0,4	17	33	50
	UBA	35,0±0,6	36,4±0,2	22,4±0,4	22,8±0,6	22,0±0,4	21,9±0,4	344	493	837
	MV	32,3±0,6	31,3±1,6	22,3±0,4	21,9±0,5	22,0±0,4	21,3±0,3	207	228	435
Ago	UBM	34,7±0,5	34,6±0,5	23,9±0,7	21,7±0,8	23,2±1,0	21,2±0,5	73	7	80
	UBA	33,3±0,4	33,9±0,7	24,0±0,5	21,2±0,5	22,9±0,4	20,7±0,2	163	18	181
	MV	35,4±0,4	32,5±1,5	23,0±0,5	22,1±0,6	22,6±0,5	21,3±0,4	75	144	219
Set	UBM	34,0±0,0	35,6±0,8	22,5±0,5	22,9±0,7	22,3±0,4	22,0±0,9	78	30	108
	UBA	31,9±1,2	34,9±0,3	23,2±0,7	22,9±0,3	22,5±0,3	22,1±0,4	31	78	109
	MV	33,3±1,4	35,2±0,7	23,4±0,7	23,4±1,1	22,8±0,8	22,7±1,1	127	281	408
Out	UBM	31,0±0,9	34,6±0,8	22,8±0,7	22,5±0,8	22,2±0,6	21,3±1,1	126	313	439
	UBA	31,1±0,5	34,9±0,4	23,2±1,4	23,5±0,9	22,6±0,5	21,0±0,8	173	1342	1515
	MV	32,1±0,5	33,4±0,7	22,0±0,3	21,8±0,7	21,3±0,3	19,3±1,1	1856	891	2747
Nov	UBM	36,2±2,9	36,7±0,7	23,5±0,9	21,3±0,8	21,9±1,9	19,0±1,5	179	514	693
	UBA	34,7±0,8	36,2±0,7	24,4±1,0	20,8±0,5	22,3±1,3	17,9±1,1	433	633	1066
	MV	35,1±0,6	35,8±0,8	22,1±0,1	20,3±0,8	20,8±1,0	18,5±1,2	1117	478	1595
Dez	UBM	34,9±0,3	31,9±2,0	27,5±1,2	24,1±1,1	22,3±3,5	18,3±2,2	68	39	107
	UBA	35,1±0,1	34,3±1,0	25,3±1,4	21,9±0,6	21,7±3,4	19,2±2,2	441	174	615
	MV	33,5±0,5	34,5±1,3	25,6±0,9	23,9±0,5	22,5±2,8	18,8±2,2	176	78	254

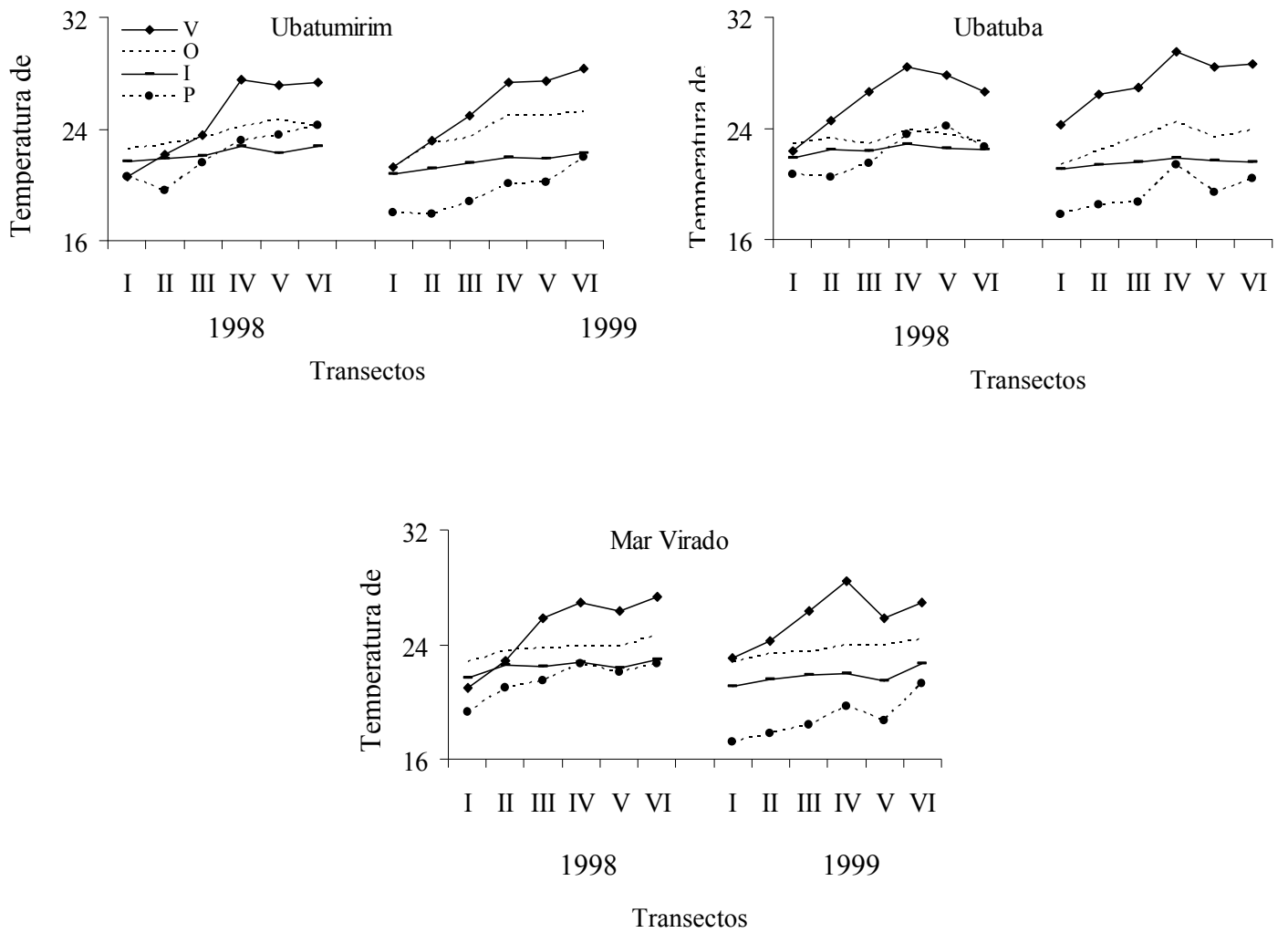


Figura 1. Variações dos valores médios da temperatura de fundo (°C) por transecto, em cada enseada durante as estações do ano (V = verão; O = outono; I = inverno; P = primavera).