



**UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI – URCA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE – CCBS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA  
E RECURSOS NATURAIS – PPGDR**

**COMPARAÇÃO MORFOLÓGICA DA QUELA MAIOR  
DE TRÊS ESPÉCIES DE CAMARÃO-DE-ESTALO DO  
GÊNERO *Alpheus* Fabricius, 1798**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**WHANDENSON MACHADO DO NASCIMENTO**

**CRATO – CE**

**2020**

**WHANDENSON MACHADO DO NASCIMENTO**

**COMPAÇÃO MORFOLÓGICA DA QUELA MAIOR DE TRÊS ESPÉCIES DE  
CAMARÃO-DE-ESTALO DO GÊNERO *Alpheus* Fabricius, 1798**

Dissertação apresentada à Universidade Regional do Cariri, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, para a obtenção do título de Mestre em Biodiversidade.

Orientador: Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro

Coorientador: Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida

CRATO – CE

2020

Machado do Nascimento, Whanderson.  
M149c Comparação morfológica da quela maior de três espécies de camarão-de-estalo do gênero *Alpheus Fabricius*, 1798/ Whanderson Machado do Nascimento. – Crato – CE, 2020.  
68p.; il.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri – URCA

Orientador: Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro

Coorientador: Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida

1. Camarão-de-estalo, 2. Morfometria geométrica, 3. Plasticidade fenotípica, 4. Dimorfismo sexual; I. Título.

CDD: 595.3

**WHANDENSON MACHADO DO NASCIMENTO**

**COMPARAÇÃO MORFOLÓGICA DA QUELA MAIOR DE TRÊS ESPÉCIES DE  
CAMARÃO-DE-ESTALO DO GÊNERO *Alpheus* Fabricius, 1798**

Dissertação apresentada à Universidade Regional do Cariri, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, para a obtenção do título de Mestre em Biodiversidade.

Aprovada em 30/07/2020

**BANCA EXAMINADORA:**

---

Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro – URCA (Orientador)

---

Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida – UFPE (Coorientador)

---

Prof. Dr. Fabio Hideki Yamada – URCA (Membro interno)

---

Prof. Dr. Carlos Eduardo Rocha Duarte Alencar – URCA (Membro externo)

CRATO – CE

2020

## **DEDICATÓRIA**

*Aos meus pais  
por todo o apoio, incentivo e confiança em meus estudos!  
Amo vocês!*

## AGRADECIMENTOS

Mais uma vez agradeço e dedico TUDO à minha MÃE Tereza Francisca Machado e ao meu PAI Miriane Luis do Nascimento! Sei que jamais vou conseguir retribuir à altura por tudo que vocês fazem por mim, mas estarei sempre me dedicando ao máximo para demonstrar que nada foi em vão! Obrigado por todo o apoio e dedicação aos meus estudos. Amo vocês!

Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Allysson Pontes Pinheiro pelos ensinamentos e puxões de orelha, por mais uma vez confiar em mim e abraçar as minhas ideias em mais um ciclo, tenho certeza de que tudo que aprendi até aqui será determinante em minha jornada acadêmica e pessoal. Agradeço ainda pela amizade construída ao longo dos anos, que com certeza será levada por toda a vida.

Agradeço também ao meu coorientador Prof. Dr. Alexandre Oliveira de Almeida por aceitar a nossa proposta de estudo e colaborar de todas as formas possíveis, por todos os ensinamentos e pelas conversas ricas em conhecimento sobre os belos Alpheidae. Agradeço também a toda equipe do Laboratório de Biologia de Crustáceos (LBC) da UFPE, pelo auxílio durante o tempo que passei no mesmo.

Agradeço à minha namorada Juliana Gonçalves de Araújo por todo amor, apoio e companheirismo em mais uma jornada, estando sempre ao meu lado dentro e fora da universidade. Que esse seja apenas mais um ciclo dos inúmeros que ainda vamos concluir na nossa vida, meu amor. Te Amo!

Agradeço ao meu grande amigo Livanio Cruz dos Santos, pela amizade construída ao longo de toda a minha vida acadêmica, que será levada para toda a vida. E claro, sempre vou agradecer pelas melhores coletas dessa bagaça toda. Muito obrigado meu amigo, por estar sempre presente independentemente da situação, TMJ!

Agradeço à família do LACRUSE, pela amizade, aprendizados acadêmicos e lições de vida, que essa amizade se estenda para a vida, POVO. Não vamos citar nomes para eu não esquecer do nome de alguns de propósito e gerar treta (kkkkkkkkkkkkkk). Brincadeiras à parte, tamo junto, só chamar!

Agradeço aos eternos amigos que saíram da graduação para a vida, Gustavo Ale (mais gordim ainda), Silvilene Matias (lembrei da história das macaúbas na aula de botânica) e Bruno ANDERSON (ZUADENTO). Agradeço também ao meu grande colega Heitor Machado (kkkkkkkkkkkk... diz que é vaqueiro). Obrigado por todos os momentos pessoal, inclusive na hora dos perrengues!

Agradeço também à Damares Alencar e Carol Felicidade pelo auxílio e amizade durante a viagem e estadia em Recife. Com certeza aquela semana foi determinante para a realização desse estudo. Muito obrigado!

Agradeço a todos os professores que tive ao longo de toda minha formação, desde o fundamental-I à última disciplina do mestrado. Espero poder representá-los da melhor forma possível. Muito agradecido por ter sido aluno de vocês.

À Universidade Regional do Cariri (URCA) e à Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) por todo o suporte durante o desenvolvimento do estudo.

À Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo suporte financeiro fornecido, determinante para o desenvolvimento do estudo.

Obrigado pessoal! Sei que esqueci alguém, mas... VAI DAR CERTO!

## SUMÁRIO

LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS .....	i
LISTA DE FIGURAS .....	ii
LISTA DE TABELAS.....	iii
RESUMO.....	iv
ABSTRACT .....	v
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL E RESULTADOS.....	6
Artigo 1 – Análise de variação na forma da quela maior de três espécies do grupo <i>Alpheus edwardsii</i> (Audouin, 1826) .....	6
Artigo 2 – Análise de dimorfismo sexual na forma da quela maior em três espécies do gênero <i>Alpheus</i> Fabricius, 1798 (Decapoda; Alpheidae).....	31
3 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	45
4 REFERÊNCIAS .....	46

## LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

*A.a.* – *Alpheus angulosus*.

*A.c.* – *Alpheus carlae*.

*A.e.* – *Alpheus estuariensis*.

Autov. – Autovalores da CVs.

BP – Baía do Pontal.

CVA – Análise de variáveis canônica.

CVs – Variáveis canônicas.

F – Fêmeas.

FUNCAP – Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico.

GPA – Análise generalizada de Procrustes.

M – Machos.

P – Valor de probabilidade (significância estatística).

PC – Praia da Concha.

Pcr – Distância de Procrustes.

PE – Pernambuco.

PM – Praia de Moreré.

UFPE – Universidade Federal de Pernambuco.

URCA – Universidade Regional do Cariri.

V. Cum. (%) – Porcentagem de variância acumulada das CVs.

Var (%) – Porcentagem de variância de cada CV.

## LISTA DE FIGURAS

### **Artigo 1 – Análise de variação na forma da quela maior de três espécies do grupo *Alpheus edwardsii* (Audouin, 1826)**

Figura 1 – Localidades de coleta dos espécimes de *Alpheus* spp. na costa da Bahia, nordeste do Brasil. ....26

Figura 2 – Quela maior de espécime macho *Alpheus angulosus*, em vista mesial, com posicionamento dos landmarks para obtenção da forma. ....27

Figura 3 – *Scatterplot* da análise de variáveis canônicas (CVA) indicando a forma da quela maior (em gráfico *wireframe*) prevista para o agrupamento dos machos de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP), ao longo do morfoespaço. ....28

Figura 4 – *Scatterplot* da análise de variáveis canônicas (CVA) indicando a forma da quela maior (em gráfico *wireframe*) prevista para o agrupamento das fêmeas de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP), ao longo do morfoespaço. ....29

### **Artigo 2 – Análise de dimorfismo sexual na forma da quela maior em três espécies do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 (Decapoda; Alpheidae)**

Figura 1 – Localidades de coleta dos espécimes de *Alpheus* spp. na costa da Bahia, nordeste do Brasil. ....42

Figura 2 – Quela maior de espécime macho *Alpheus angulosus*, em vista mesial, com posicionamento dos landmarks para obtenção da forma. ....43

Figura 3 – Comparação da forma da quela maior e frequências obtidas a partir da análise da função discriminante entre os sexos de: a) *Alpheus angulosus* de Praia da Concha (PC); b) *A. carlae* de Praia da Concha (PC); c) *A. carlae* Praia de Moreré (PM); d) *A. estuariensis* de Baía do Pontal (BP). ....44

## LISTA DE TABELAS

### **Artigo 1 – Análise de variação na forma da quela maior de três espécies do grupo *Alpheus edwardsii* (Audouin, 1826)**

Tabela 1 – Número de indivíduos machos (M) e fêmeas (F) de *Alpheus angulosus*, *A. carlae* e *A. estuariensis* da Bahia, Brasil, utilizados no presente estudo. .... 22

Tabela 2 – Resultados da análise de variáveis canônicas (CVA) para quela maior de machos de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP). CVs – Variáveis canônicas; Autov. – Autovalores da CVs; Var (%) – Porcentagem de variância de cada CV; V. Cum. (%) – Porcentagem de variância acumulada das CVs, Pcr – Distância de Procrustes. *P* – Valor de probabilidade (significância estatística). .... 23

Tabela 3 – Resultados da análise de variáveis canônicas (CVA) para quela maior de fêmeas de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP). CVs – Variáveis canônicas; Autov. – Autovalores da CVs; Var (%) – Porcentagem de variância de cada CV; V. Cum. (%) – Porcentagem de variância acumulada das CVs, Pcr – Distância de Procrustes. *P* – Valor de probabilidade (significância estatística). .... 24

## RESUMO

A similaridade e dissimilaridade observadas entre populações é resultante de processos ecológicos ao longo da evolução. Dessa forma, o ajuste ecológico às diferentes condições ambientais é um dos processos que podem explicar a variação morfológica entre espécies. Nos camarões do gênero *Alpheus*, é observada uma forte plasticidade fenotípica na quela maior. Além disso, a mesma possui um mecanismo de dente-cavidade, capaz de produzir um jato de água acompanhado de um som caracterizado como “*estalo*”, resultante do colapso de uma bolha de cavitação proveniente do fechamento da mesma. A morfologia e o mecanismo da quela maior estão presentes tanto nos machos quanto nas fêmeas, sendo crucial para a ecologia e biologia dos mesmos. O presente estudo investigou a presença de variação na forma da quela maior de três espécies de *Alpheus*, sendo elas: *Alpheus angulosus* McClure, 2002, *A. carlae* Anker, 2012 e *A. estuariensis* Christoffersen, 1984. Foi testada a hipótese de variação morfológica na quela maior, em resposta à plasticidade fenotípica de cada espécie, onde a variação interespecífica foi analisada separadamente por sexo entre as espécies, e a variação intraespecífica foi analisada entre machos e fêmeas da mesma espécie, caracterizando uma investigação de dimorfismo sexual. Para testar a nossa hipótese, foi utilizada técnica de morfometria geométrica por marcos anatômicos. Os espécimes utilizados no estudo são provenientes de campanhas amostrais realizadas em três localidades da costa do estado da Bahia, Nordeste do Brasil. A variação interespecífica da forma da quela maior foi investigada com a utilização da análise de variáveis canônicas, e a variação intraespecífica por meio da análise de função discriminante. Foi observada variação interespecífica na forma da quela maior entre as espécies estudadas, bem como a variação intraespecífica, caracterizando dimorfismo sexual, com exceção de *A. estuariensis*. Assim, os resultados obtidos corroboraram a hipótese central do estudo, revelando forte variação na forma da quela maior entre as espécies estudadas. Além disso, os resultados ainda indicam que a plasticidade fenotípica observada pode estar associada a ecologia de cada espécie, onde a maior distinção ecológica evidenciou maior distinção morfológica entre as espécies estudadas.

**Palavras-chave:** camarão-de-estalo; morfometria geométrica; plasticidade fenotípica; dimorfismo sexual.

## ABSTRACT

The similarity and dissimilarity observed between populations is the result of ecological processes throughout evolution. Thus, ecological adjustment to different environmental conditions is one of the processes that can explain the morphological variation between species. In shrimps of the *Alpheus* genus, strong phenotypic plasticity is observed in the larger one. In addition, it has a tooth-cavity mechanism, capable of producing a jet of water accompanied by a sound characterized as a “snapping”, resulting from the collapse of a cavitation bubble from closing it. The morphology and mechanism of the larger quela are present in both males and females, being crucial to their ecology and biology. The present study investigated the presence of variation in the shape of the major quela of three *Alpheus* species, namely: *Alpheus angulosus* McClure, 2002, *A. carlae* Anker, 2012 and *A. estuariensis* Christoffersen, 1984. The hypothesis of morphological variation was tested in the larger one, in response to the phenotypic plasticity of each species, where the interspecific variation was analyzed separately by sex between species, and the intraspecific variation was analyzed between males and females of the same species, characterizing an investigation of sexual dimorphism. To test our hypothesis, we used the technique of geometric morphometry by anatomical landmarks. The specimens used in the study come from sampling campaigns carried out in three locations on the coast of the state of Bahia, Northeast Brazil. The interspecific variation of the shape of the larger one was investigated using the analysis of canonical variables, and the intraspecific variation through the analysis of discriminant function. Interspecific variation was observed in the shape of the larger one among the species studied, as well as the intraspecific variation, characterizing sexual dimorphism, except for *A. estuariensis*. Thus, the results obtained corroborated the central hypothesis of the study, revealing strong variation in the shape of the larger one among the species studied. In addition, the results also indicate that the phenotypic plasticity observed may be associated with the ecology of each species, where the greatest ecological distinction showed the greatest morphological distinction between the species studied.

**Keywords:** snapping shrimp; geometric morphometrics; phenotypic plasticity; sexual dimorphism.

## 1 INTRODUÇÃO

Identificar processos ecológicos que moldam a diversidade de espécies é crucial para compreender a atual conjuntura evolutiva dos organismos (SCHLUTER, 2000; PFENNIG & PFENNIG, 2009), visto que esses são mais variáveis em fenótipo do que é esperado ao acaso (BROWN, 1995; LEVIS *et al.*, 2017). Um dos mecanismos que mais proporcionam tal variação é a plasticidade fenotípica (PFENNIG & PFENNIG, 2009), caracterizada como a variação fenotípica de um indivíduo em resposta a um estímulo ambiental (WEST-EBERHARD, 2003). Assim, grupos taxonômicos com alto grau de plasticidade fenotípica podem exibir um maior sucesso nos processos de ajuste ecológico.

A maior capacidade de ajuste ecológico às diferentes condições ambientais é um dos processos que podem explicar a similaridade/dissimilaridade, *i.e.* semelhança e diferença morfológica observada entre populações e espécies, tanto na alopatria quanto na simpatria (LOSOS 1992; PAULL *et al.*, 2012; LEVIS *et al.*, 2017). Dessa forma, a similaridade/dissimilaridade entre espécies é resultante de processos ecológicos ao longo da evolução, que são inerentes à especiação (SCHLUTER, 2000).

Com mais de 17.000 espécies descritas (DE GRAVE *et al.*, 2009), a ordem Decapoda Latreille, 1802 é representada nos mais diversos ecossistemas ao longo das zonas tropicais e subtropicais do mundo (MARTIN & DAVIS, 2001; DE GRAVE *et al.*, 2009; DE GRAVE & FRANSEN, 2011; CUMBERLIDGE, 2016). Além de sua ampla distribuição geográfica, os decápodos exibem também uma ampla plasticidade fenotípica, com uma grande diversidade morfológica, resultante da evolução de representantes do táxon em diferentes tipos de ambientes (MARTIN & DAVIS, 2001; DE GRAVE *et al.*, 2009; DE GRAVE & FRANSEN, 2011; CUMBERLIDGE, 2016). Dentro de Decapoda, os camarões Caridea constituem o segundo maior grupo em termos de riqueza específica, com aproximadamente 3438 espécies descritas distribuídas em 389 gêneros, exibindo notável riqueza em termos morfológicos e ecológicos (DE GRAVE & FRANSEN, 2011).

Uma das estruturas corporais de maior destaque no sucesso evolutivo dos crustáceos decápodos e, conseqüentemente, dos camarões carídeos é o quelípodo, apêndice originalmente desenvolvido para a locomoção. Ao longo da história evolutiva de muitos taxa dentro de Decapoda, desenvolveu em sua porção distal uma estrutura em forma de pinça, denominada quela, que pode estar presente em um ou mais pares de apêndices (LEE *et al.*,

1995; MARIAPPAN *et al.*, 2000). Em muitas taxa são observadas variações no tamanho e na forma do par principal de quelas, fenômeno denominado de heteroquelia, onde a quela menor é geralmente utilizada para a alimentação, enquanto a quela maior é utilizada em grande variedade de atividades biológicas, tais como: acasalamento, forrageio, alimentação, predação, comunicação visual, construção de abrigos e disputas agonísticas (MARIAPPAN *et al.*, 2000).

Em Caridea, é observado um mecanismo singular dentre os demais já registrados nas quelas dos crustáceos. Esse mecanismo é denominado de mecanismo de dente-cavidade e pertence a um grupo taxonômico restrito formado por dois gêneros da família Alpheidae RAFINESQUE, 1815, sendo eles *Alpheus* Fabricius, 1798 e *Synalpheus* Spence Bate, 1888 (ANKER *et al.*, 2006). Ainda de acordo com esses autores, nesses camarões, é observada uma forte heteroquelia, onde a quela maior, que possui o mecanismo de dente-cavidade, é notavelmente mais robusta, enquanto a menor é delgada. Devido ao mecanismo de dente-cavidade, tanto os machos quanto as fêmeas de espécies de *Alpheus* e *Synalpheus* são capazes de produzir um jato de água acompanhado de um som caracterizado como “estalo” ou “snapping”, resultante do colapso de uma bolha de cavitação criada durante o fechamento da quela maior (VERSLUIS *et al.*, 2000), que pode ser utilizado por ambos os sexos em interações agonísticas (intra e intersexuais) (NOLAN & SALMON, 1970), proteção de abrigos (MATHEWS, 2002a, b), predação (VERSLUIS *et al.*, 2000) e durante os eventos de acasalamento (NOLAN & SALMON, 1970; MATHEWS, 2002a, b).

A única filogenia abrangente de Alpheidae sugere que os dois gêneros com o mecanismo de dente-cavidade formam um clado único, enquanto outra hipótese sugere o surgimento independente na evolução de Alpheidae (ver ANKER *et al.*, 2006). Em *Alpheus*, há evidências a partir de mesofósseis, que a quela com esse mecanismo existe há pelo menos 30 Ma. atrás em várias linhagens distintas (HYŽNÝ *et al.*, 2017). Este gênero é o mais especioso e o mais diversificado ecologicamente dentro da família (DE GRAVE & FRANSEN, 2011; ANKER, 2012; ANKER & DE GRAVE, 2012; ALMEIDA *et al.*, 2013; ANKER & PACHELLE, 2013), provavelmente, resultado da alta plasticidade fenotípica observada no mesmo (MATHEWS *et al.*, 2002; ANKER *et al.*, 2006). Assim, a quela maior e seu distinto mecanismo tornam-o um importante instrumento para a compreensão da importância da plasticidade fenotípica na irradiação evolutiva e diversidade de espécies em Alpheidae.

Devido à dificuldade na identificação das espécies, estudos realizados com *Alpheus* são intimamente relacionados à taxonomia, filogenia e distribuição geográfica (MATHEWS *et al.*, 2002; ALMEIDA *et al.*, 2006; 2013; ANKER *et al.*, 2006; MATHEWS, 2006; ANKER & DE GRAVE, 2012; SOLADADE & ALMEIDA, 2013), visto que muitas espécies vivem em simpatria com congêneres morfológicamente semelhantes (ALMEIDA *et al.*, 2006; 2013; 2014; ANKER & KNOWLTON, 2009; ANKER, 2012; ANKER *et al.*, 2007). Como exemplo, pode ser citada *Alpheus carlae* Anker, 2012, que até o ano de 2012 era designada como *Alpheus angulosus* McClure, 2002, sendo atualmente consideradas espécies geneticamente distintas e morfológicamente crípticas, com ampla e contínua faixa de ocorrência com sobreposição ao longo da costa brasileira (ANKER, 2012). Visando diminuir os problemas causados pela similaridade/dissimilaridade morfológica de *Alpheus*, o gênero é dividido em grandes grupos de espécies com base em caracteres morfológicos. Dentre esses, o grupo *Alpheus edwardsii* (Audouin, 1826) é caracterizado pela quebra maior com presença de entalhes dorsal e ventral na palma (BANNER & BANNER, 1982).

Apesar das dificuldades impostas pelo estado críptico de algumas espécies, o uso de estudos morfométricos tem relevado importantes informações em *Alpheus*. Com o uso de morfometria tradicional, McClure e Wicksten (1997) observaram que a variação interespecífica no grupo *A. edwardsii* pode ser maior do que é frequentemente relatado. Apesar da semelhança morfológica entre as quebras, foi observada distinção morfométrica entre *A. angulosus*, *A. heterochaelis* Say, 1818 e *A. estuariensis* Christoffersen, 1984 (MCCLURE & WICKSTEN, 1997), indicando que a variação morfológica interespecífica dentro de *Alpheus* deve ser melhor estudada. Em adição, também com o uso da morfometria tradicional, estudos têm revelado importantes informações acerca da biologia e ecologia de diferentes espécies de *Alpheus* com ocorrência na costa brasileira, principalmente relacionados aos padrões ontogenéticos e de dimorfismo sexual da quebra maior (PESCINELLI *et al.*, 2018; SOLEDADE *et al.*, 2018; COSTA-SOUZA *et al.*, 2019).

O dimorfismo sexual de tamanho é caracterizado como a variação de tamanho entre machos e fêmeas, sendo um dos fenômenos mais diversificados e estudados dentro da ecologia evolutiva de vertebrados e invertebrados. Nos crustáceos, o dimorfismo sexual geralmente é caracterizado pelo maior tamanho do quelípodo nos machos e da câmara pleonal nas fêmeas. Nos machos o maior tamanho do quelípodo geralmente está associado a vantagens nas interações agonísticas, enquanto o maior tamanho da câmara pleonal das

fêmeas lhes confere maior capacidade reprodutiva, isto é, maior espaço disponível para incubação de ovos (HARTNOLL, 1978; MARIAPPAN *et al.*, 2000).

Em *Alpheus* a investigação do dimorfismo sexual para a quela maior tem revelado inconsistência na fixação de um padrão morfológico para o tamanho e ontogenia da quela, sendo observada a presença e a ausência de dimorfismo sexual de tamanho da estrutura em diferentes espécies (SCHEIN 1975; KNOWLTON 1980; MATHEWS 2002a, b; PESGINELLI *et al.*, 2018; SOLEDADE *et al.*, 2018; COSTA-SOUZA *et al.*, 2019), provavelmente resultante da plasticidade fenotípica das espécies do gênero em resposta aos diferentes processos ecológicos experimentados por cada espécie. Além disso, esses resultados podem ocorrer devido a estratégia reprodutiva de monogamia, que tem sido apontada como a principal estratégia reprodutiva em *Alpheus*, onde o emparelhamento heterossexual frequentemente é realizado por espécimes com quela maior de tamanho morfometricamente semelhante (NOLAN & SALMON 1970; SCHEIN 1975; KNOWLTON 1980; MATHEWS 2002a, b; COSTA-SOUZA *et al.*, 2014; SOLEDADE *et al.*, 2018).

Assim, considerando as variações interespecíficas relatadas (MCCLURE & WICKSTEN, 1997), a singularidade evolutiva (ANKER *et al.*, 2006) e a inconsistência no dimorfismo sexual da quela maior (SCHEIN 1975; KNOWLTON 1980; MATHEWS 2002a, b; PESGINELLI *et al.*, 2018; SOLEDADE *et al.*, 2018; COSTA-SOUZA *et al.*, 2019), investigar similaridade/dissimilaridade da forma da quela maior em *Alpheus* pode fornecer informações ainda desconhecidas sobre a plasticidade fenotípica dessa estrutura em diferentes espécies do gênero. Diante do relatado, é válida a aplicação da técnica de morfometria geométrica, devido a sua capacidade de avaliar e caracterizar variações na forma de estruturas anatômicas, por intermédio de coordenadas de referência, os marcos anatômicos ou “landmarks” (ROHLF & MARCUS, 1993; ADAMS *et al.*, 2013).

A investigação por intermédio de morfometria geométrica em crustáceos tem crescido consideravelmente, podendo ser observados estudos com Brachyura (ALENCAR *et al.*, 2014) e Anomura (MACHIORI *et al.*, 2014), além de camarões carídeos (TORRES *et al.*, 2014) e peneídeos (ACCIOLY *et al.*, 2013). Segundo Alencar *et al.* (2014), os crustáceos possuem perfil anatômico memorável para estudos de morfometria geométrica, principalmente pela rigidez de seu exoesqueleto, que facilita o posicionamento preciso de marcos anatômicos. Assim, a aplicação da morfometria geométrica em *Alpheus* pode fornecer consideráveis informações sobre a plasticidade fenotípica das espécies do gênero.

Assim, o presente estudo teve como objetivo principal investigar a presença de variação na forma da quela maior em *Alpheus*, testando a hipótese de variação interespecífica e intraespecífica dessa estrutura, em virtude da resposta da plasticidade fenotípica das espécies e indivíduos do gênero aos diferentes processos ecológicos enfrentados pelas mesmas. Para isso, foram elaborados os seguintes questionamentos: Espécies morfologicamente semelhantes de *Alpheus* exibem variação na forma da quela maior em resposta a diferentes pressões ecológicas? Existe variação morfológica da quela maior entre machos e fêmeas, caracterizando dimorfismo sexual na forma dessa estrutura em *Alpheus*? Para responder essas questões o presente estudo investigou a variação da forma da quela maior de três espécies do grupo *A. edwardsii*: *A. angulosus*, que é geralmente encontrada em ambiente marinho, na região entremarés, em substrato de areia fina, sob rochas (ANKER, 2012; COSTA-SOUZA *et al.*, 2019); *A. carlae* que se assemelha ecologicamente à *A. angulosus* (ANKER, 2012), embora seja mais generalista, ocorrendo também em ambiente estuarino (AO Almeida, obs. pessoal); e *A. estuariensis*, encontrada com maior frequência em galerias construídas em substrato de lama (CHRISTOFFERSEN, 1984; ALMEIDA *et al.*, 2006, 2012).

## 2 PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL E RESULTADOS

Artigo submetido à **Ethology, Ecology & Evolution**, ISSN: 0394-9370 (Print) 1828-7131 (Online); Qualis CAPES (2013-2016): A2

### **Artigo 1 – Análise de variação na forma da quela maior de três espécies do grupo *Alpheus edwardsii* (Audouin, 1826)**

Whanderson M. Nascimento<sup>1,2\*</sup>, Alexandre O. Almeida<sup>3</sup>, Allysson P. Pinheiro<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE), Departamento de Ciências Físicas e Biológicas, Universidade Regional do Cariri, URCA, 63100-000 Crato, CE, Brasil.*

<sup>2</sup>*Programa Pós-graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Departamento de Química Biológica, Universidade Regional do Cariri, URCA, 63100-000 Crato, CE, Brasil.*

<sup>3</sup>*Laboratório de Biologia de Crustáceos, Departamento de Zoologia, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.*

Este estudo testou a hipótese de que espécies similares de camarões-de-estalo do gênero *Alpheus* exibem variação na forma da quela maior de acordo com as pressões ecológicas a que estão submetidas em seus ambientes. Para isso, foram utilizadas três espécies do grupo *Alpheus edwardsii*: *Alpheus angulosus*, *Alpheus carlae* e *Alpheus estuariensis*. Os espécimes foram coletados em três localidades ao longo da costa sul do estado da Bahia, Nordeste do Brasil. A forma da quela maior foi obtida a partir da utilização da técnica de morfometria geométrica por marcos anatômicos. A variação da forma foi analisada com a utilização de uma análise de variáveis canônicas, onde a distância de Procrustes obtida a partir da análise de variáveis canônicas foi utilizada para determinar a significância da variação entre as espécies. Os resultados corroboram a hipótese do estudo, indicando existência de variação morfológica entre as espécies estudadas, sendo ainda observada variação intraespecífica em *A. carlae* entre duas localidades distintas. A variação na forma da quela maior entre as espécies estudadas indica forte plasticidade fenotípica dessa estrutura dentro do gênero *Alpheus*, que provavelmente está associada ao sucesso evolutivo desse táxon. Além disso, foi observada maior variação morfológica nos machos que nas fêmeas. Tal diferença pode ser explicada por diferenças comportamentais entre os sexos, uma vez que machos podem sofrer mais com a pressão ambiental por passarem uma maior parte do tempo expostos, enquanto as fêmeas permanecem mais tempo nos abrigos.

PALAVRAS-CHAVE: camarão-de-estalo; plasticidade fenotípica; variação intraespecífica, ajuste ecológico, sucesso evolutivo.

\*Autor correspondente: Whanderson Machado do Nascimento, Programa Pós-graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Universidade Regional do Cariri (URCA), Crato, Ceará, Brasil. (E-mail: [whanderson@gmail.com](mailto:whanderson@gmail.com))

## INTRODUÇÃO

As espécies são mais variáveis em fenótipos do que é esperado ao acaso, com fortes consequências nas interações ecológicas intraespecíficas e interespecíficas (Brown 1995; Levis et al. 2017). A similaridade/dissimilaridade observadas entre populações é resultante de processos ecológicos ao longo da evolução, inerentes à especiação (Schluter 2000). Portanto, o ajuste ecológico às diferentes condições ambientais é um dos processos que podem estar associados ao fenômeno da similaridade e dissimilaridade de espécies (Losos 1992; Paull et al. 2012; Levis et al. 2017).

Recentemente, estudos com a aplicação da morfometria geométrica revelaram importantes informações sobre a variação morfológica intraespecífica em crustáceos (Zimmermann et al. 2012; Marchiori et al. 2014, 2015). Os crustáceos possuem perfil anatômico de destaque para estudos com morfometria geométrica, principalmente pela rigidez de seu exoesqueleto, que facilita o posicionamento preciso dos *landmarks* (Alencar et al. 2014). Dessa forma, a aplicação da morfometria geométrica em decápodes pode fornecer consideráveis informações sobre a os aspectos ecológicos associados à morfologia de cada táxon.

Os camarões do gênero *Alpheus*, conhecidos como camarão-de-estalo, possuem ampla distribuição em águas tropicais e subtropicais do mundo (Chace 1988; Anker et al. 2006). O gênero é o mais especioso dentro da família Alpheidae Rafinesque, 1815, com mais de 300 espécies descritas (De Grave & Fransen 2011; Anker 2012; Almeida et al. 2013; Soledade et al. 2018; De Grave et al. 2020), e provavelmente o mais diversificado ecologicamente, ocorrendo desde estuários com substrato lamacento aos recifes de corais, e eventualmente em água doce (Chace 1988; Yeo & Ng 1996; Anker et al. 2006; Soledade & Almeida 2013).

O primeiro par de pereiópodos em camarões do gênero *Alpheus* exibe uma forte heteroquelia em relação à forma e ao tamanho (Schein 1975, 1977; Anker et al. 2006). A quela maior é capaz de produzir um jato de água acompanhado de um som caracterizado como “estalo”, resultante do colapso de uma bolha de cavitação criada durante o fechamento da quela (Versluis et al. 2000), sendo considerada uma inovação-chave, isto é, que possibilitou a interação com o meio de forma totalmente nova (Anker et al. 2006). A quela menor tem função relacionada com as atividades de alimentação, escavação e manutenção do abrigo (Nolan & Salmon 1970; Read & Govind 1997). Em termos ecológicos, a quela maior é

fundamental para esses camarões, principalmente nas interações agonísticas (intra e intersexuais) (Nolan & Salmon 1970; Schein 1975), construção e proteção de abrigos (Knowlton 1980; Knowlton & Keller 1982; Mathews 2002a, b), predação (Versluis et al. 2000) e durante os eventos de acasalamento (Nolan & Salmon 1970; Knowlton 1980; Knowlton e Keller 1982; Mathews 2002a, b). Além disso, a funcionalidade ecológica da quela maior parece ser semelhante entre machos e fêmeas (Mathews 2002a, b), embora a existência de dimorfismo sexual tenha sido evidenciada na ontogenia deste apêndice para somente algumas espécies do gênero (Pescinelli et al. 2018; Soledade et al. 2018; Costa-Sousa et al. 2019). A única filogenia abrangente de Alpheidae sugere que os gêneros com o mecanismo de “estalo” formam um clado único. Outra hipótese é que ele tenha surgido por convergência várias vezes ao longo da evolução de Alpheidae (ver Anker et al. 2006). Além disso, em *Alpheus*, há evidências a partir de mesofósseis, que a quela com tal sistema teria surgido há pelo menos 30 Ma. atrás (Hyžný et al. 2017).

No grupo *A. edwardsii* (Audouin, 1826) a quela maior é caracterizada principalmente pela presença de entalhes dorsal e ventral na palma (Banner e Banner 1982). No entanto, apesar da semelhança morfológica entre as quelas das espécies desse grupo, McClure e Wicksten (1997) observaram que a variação interespecífica pode ser maior do que é frequentemente relatado para as espécies do grupo. Esses autores, observaram forte distinção morfométrica entre *A. angulosus*, *A. heterochaelis* e *A. estuariensis*, indicando que a variação morfológica interespecífica dentro de *Alpheus* pode ser melhor estudada, visto que essa pode ser resultante do processo de ajuste ecológico de espécies do gênero, assim como observado em outros camarões carídeos (Maciel & Valenti 2009; Vergamini et al. 2011).

Assim, considerando a possível evolução convergente da quela maior entre as espécies do grupo *A. edwardsii* (ver Williams et al. 2001) sua importância ecológica e a variação interespecífica relatada (McClure e Wicksten 1997), foi testada a hipótese de que espécies morfológicamente semelhantes de *Alpheus* exibem variação na forma da quela maior de acordo com as pressões ecológicas, tais como os diferentes tipos de substrato em que essas espécies estão inseridas em seus ambientes. Para responder essa questão central o presente estudo analisou a variação da forma desse apêndice em três espécies do grupo *A. edwardsii*: *A. angulosus*, que é geralmente encontrada em ambiente marinho, na região entremarés, em substrato de areia fina, sob rochas (Anker 2012; Costa-Souza et al. 2019); *A. carlae* Anker, 2012 que se assemelha ecologicamente à *A. angulosus* (Anker 2012), embora seja mais generalista, ocorrendo também em ambiente estuarino (AO Almeida, obs. pessoal); e *A.*

*estuariensis* Christoffersen, 1984, encontrada com maior frequência em galerias construídas em substrato de lama (Almeida et al. 2006, 2012). Para isto, a técnica de morfometria geométrica foi utilizada devido a capacidade de detectar diferenças na forma, que geralmente não são capturadas com a utilização da morfometria tradicional (Alencar et al. 2014).

## MATERIAIS E MÉTODOS

### *Área de estudo e coleta do material biológico*

Os espécimes estudados são provenientes de amostragens realizadas entre 2011 e 2013, em três localidades da costa do Estado da Bahia, nordeste do Brasil. *Alpheus angulosus* foi coletada na Praia da Concha (PC) (14°16'31,4"S 38°59'14,5"O), município de Itacaré, onde também foi coletada *A. carlae*. Espécimes de *A. carlae* também foram coletados na Praia de Moreré (PM) (13°36'49,5"S 38°54'16,2"O), no município de Cairú. Por fim, *A. estuariensis* foi coletado na Baía do Pontal (BP) (14°48'31,1"S 39°02'08,3"O), município de Ilhéus (Fig. 1). Para maiores detalhes sobre as amostragens ver Costa-Souza et al. (2014, 2017) e Soledade et al. (2017, 2018).

Após coletados, os pares heterossexuais foram acondicionados em sacos plásticos individuais, separados de outros casais e transportados ao laboratório. Em laboratório, os espécimes foram identificados em nível de espécie conforme Soledade e Almeida (2013), e identificados quanto ao sexo de acordo com a presença (machos) ou ausência (fêmeas) do *appendix masculina* no segundo par de pleópodos (Bauer 2004).

### *Obtenção e tratamento dos dados*

Um total de 73 pares heterossexuais das três espécies (146 espécimes adultos) foi analisado (Tabela 1). A quela maior de cada indivíduo foi inspecionada visualmente para verificar se estavam livres de quaisquer injúrias, sendo utilizados nas análises apenas aqueles com quela maior intacta. Para obtenção das imagens digitalizadas, a quela maior foi posicionada em vista mesial. As imagens foram obtidas com a utilização de microscópio Leica EZ4W, com câmera fotográfica acoplada, a uma distância padronizada (aumento de 8x).

As imagens digitalizadas de quelas de machos e fêmeas foram ordenadas e convertidas, separadamente, em arquivo com formato TPS, com a utilização do software tpsUtil32 (Rohlf 2015). O total de 17 *landmarks* (Fig. 2) foram digitalizados em cada imagem, com a utilização do software tpsDig2 (Rohlf 2015). Em seguida, as configurações de *landmarks* obtidas para cada espécime foram submetidas, separadamente por sexo, a uma análise generalizada de Procrustes (GPA). Esse processo reduz a influência de erros ocorridos durante a captura das imagens digitalizadas, associados à posição, escala e rotação da forma analisada (Rohlf & Slice 1990). Os procedimentos e obtenção das imagens e digitalização dos landmarks foram realizados por um pesquisador, para diminuição de erros.

#### *Análise de morfometria geométrica*

Os dados da forma da quela maior de machos e fêmeas obtidos a partir da GPA foram submetidos, separadamente por sexo, a uma análise de regressão multivariada (localidade vs. espécie) para retirar os efeitos de alometria estática e ontogenia, conforme Alencar et al. (2014). Esse procedimento foi utilizado devido à comparação morfológica entre populações e espécies diferentes, visto que os efeitos de tamanho da quela e alometria estática são controlados (Sidlauskas et al. 2011; Alencar et al. 2014; Lima-Filho et al. 2017).

Por fim, uma análise de variáveis canônicas (CVA) foi realizada para cada sexo, utilizando os dados da matriz residual da regressão multivariada. A CVA foi utilizada para testar estatisticamente a variação da forma da quela maior para machos e fêmeas entre as espécies de *Alpheus* estudadas. Os valores da distância de Procrustes foram obtidos a partir da CVA (10.000 permutações) para inferência estatística da variação da forma entre os grupos. A representação gráfica da variação da forma prevista na CVA, de acordo o posicionamento dos grupos ao longo do morfoespaço, foi obtida a partir da configuração de gráfico “*wireframe*” (Klingenberg et al. 2013).

O procedimento de GPA, e as análises de regressão multivariada e CVA, bem como os gráficos do tipo “*wireframe*” foram realizadas no MorphoJ 1.02b® (Klingenberg 2011). Além disso, o gráfico da CVA do tipo “*scatterplot*” foi configurado no software R (R Development Core Team 2019). O valor de significância adotado foi de 5% (Zar 2010).

## RESULTADOS

A partir dos dados gerados pela morfometria geométrica foi observada variação significativa na forma da quela maior entre *Alpheus angulosus*, *A. carlae* (PC), *A. carlae* (PM) e *A. estuariensis*, tanto nos machos quanto nas fêmeas. Nos machos, 92,68% da variação da forma da quela maior foi explicada nas duas primeiras variáveis canônicas da CVA (CV1 = 72,97%; CV2 = 19,71%). Para as fêmeas, a CVA explicou 94,55% da variação da forma da quela maior, também para as duas primeiras variáveis canônicas (CV1 = 82,04; CV2 = 12,51%).

Nos machos, não foi observada variação significativa na forma da quela maior entre *A. angulosus* e *A. carlae* provenientes da mesma localidade (PC) (Tabela 2). Contudo, machos de *A. angulosus* e *A. carlae*, provenientes de diferentes localidades (PC e PM, respectivamente) apresentaram diferença significativa (Tabela 2), corroborando o observado no morfoespaço (Fig. 3). Além disso, a forma da quela maior de machos de *A. carlae* diferiu significativamente entre os indivíduos das duas localidades amostradas (PC e PM) (Tabela 2). Por fim, os machos de *A. estuariensis* exibiram a maior distinção morfológica entre os grupos analisados, sendo observado agrupamento antagônico aos demais grupos no morfoespaço (Fig. 3).

Para as fêmeas, a forma da quela maior não divergiu entre *A. angulosus* e *A. carlae* das duas localidades amostradas (PC e PM) (Tabela 3). Contudo, embora a CV1 tenha indicado agrupamento próximo para as fêmeas de *A. carlae* das duas localidades (PC e PM) (Fig. 4), foi identificada variação da forma entre esses dois grupos (Tabela 3). Além disso, como observado nos machos, as fêmeas de *A. estuariensis* exibiram a maior distinção entre os grupos estudados, tanto para a distância de Procrustes (Tabela 3) como no agrupamento no morfoespaço (Fig. 4).

## DISCUSSÃO

As espécies de *Alpheus* analisadas exibem forte variação intra e interespecífica na morfologia da quela maior, tanto nos machos quanto nas fêmeas. Os resultados indicam que a forma da quela maior é variável entre as espécies estudadas. Variações também foram observadas entre indivíduos de uma mesma espécie provenientes de diferentes localidades.

Assim, a hipótese de variação na forma da quela maior em resposta às condições ecológicas locais foi confirmada. Essa variação é um indicativo de existência de plasticidade fenotípica, que pode refletir diretamente no sucesso evolutivo desses crustáceos.

Mesmo apresentando as características morfológicas gerais do grupo *A. edwardsii*, como os entalhes dorsal e ventral na palma da quela maior (Banner e Banner 1982), a análise de morfometria geométrica revelou que a morfologia da quela maior de *A. estuariensis* é fortemente distinta da quela maior de *A. angulosus* e *A. carlae*, em ambos os sexos. Corroborando a hipótese do presente estudo, a maior distinção morfológica apresentada por machos e fêmeas em *A. estuariensis* pode ser explicada pela ecologia distinta da espécie.

Embora as três espécies estudadas possam ocorrer em áreas semelhantes ao longo da costa brasileira (Soledade & Almeida 2013), *A. estuariensis* é a mais distinta ecologicamente. Essa espécie é escavadora de galerias na lama na região entremarés de estuários (Christoffersen 1984; Almeida et al. 2012; Costa-Souza et al. 2014), enquanto *A. angulosus* e *A. carlae* são espécies encontradas principalmente em fundos arenosos, sob rochas, no substrato marinho (Anker 2012; Costa-Souza et al. 2019). Como os processos ecológicos podem favorecer a variação da forma entre espécies morfológicamente semelhantes (Schluter 2000), a maior distinção morfológica na quela maior de machos e fêmeas de *A. estuariensis* pode ser resultante da especialização ecológica dessa estrutura para a construção de galerias na lama, atividade que pode ser realizada por ambos os sexos em camarões do gênero *Alpheus* (Mathews 2002a, b).

A forma da quela maior dos machos de *A. angulosus* e *A. carlae* se assemelhou quando em simpatria (PC), diferindo quando comparadas entre localidades diferentes (PC e PM). Já a forma da quela maior nas fêmeas não divergiu entre *A. angulosus* e *A. carlae*, ainda que pequena variação na forma tenha sido observada. Como o quelípodo é essencial para ambos os sexos (Nolan & Salmon 1970), é provável que a especialização ecológica dessa estrutura ocorra da mesma forma para machos e fêmeas. Entretanto, nossos resultados sugerem a plasticidade fenotípica dessa estrutura pode ser maior nos machos, como proposto por Costa-Souza et al. (2019). Ecologicamente, acreditamos que a maior exposição dos machos ao ambiente os torne mais susceptíveis às pressões ecológicas em relação às fêmeas, nesse caso, lhes conferindo uma maior plasticidade fenotípica.

A comparação entre indivíduos de *A. carlae* provenientes de duas localidades (PC e PM) revelou variação na forma da quela maior. Nesse caso, a variação da forma na quela maior pode ser resultante do ajuste ecológico que a espécie tem experimentado de forma distinta na Praia da Concha e Praia de Moreré. Em ambas localidades, *A. carlae* foi coletada sob rochas, porém, PC está situada na desembocadura de um grande rio (Rio de Contas) e tem um sedimento mais fino (possivelmente areno-lamoso). Por outro lado, PM é uma praia em ambiente tipicamente marinho, com sedimento mais arenoso (A.O. Almeida pers. obs.).

Estudos recentes indicaram que o gasto energético direcionado ao crescimento do quelípodo em *A. carlae* é alto (Pescinelli et al. 2018; Soledade et al. 2018; Costa-Souza 2019), provavelmente devido à importância ecológica dessa estrutura. Para o camarão palaemonídeo *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862), a plasticidade fenotípica é apontada como a principal causa do sucesso da espécie na colonização de novos ecossistemas, sendo morfológicamente representada pela variação no tamanho e na forma do quelípodo entre as populações (Maciel & Valenti 2009; Vergamini et al. 2011). Embora a variação da forma da quela entre populações de *A. carlae* tenha sido melhor perceptível com a utilização da morfometria geométrica, a plasticidade fenotípica dessa estrutura pode proporcionar maior ajuste ecológico à espécie, podendo explicar, em parte, sua ocorrência mais generalista quanto ao substrato (Nolan & Salmon 1970; Mathews 2002b; Costa-Souza et al. 2019).

É provável que a ecologia das espécies estudadas seja um dos principais fatores associados à variação morfológica encontrada no presente estudo. No entanto, é sabido que as fêmeas de *Alpheus* podem dedicar muito tempo na realização de atividades como a construção de abrigos (Mathews 2002a, b). Assim, sugerimos que sejam desenvolvidos estudos com a aplicação da morfometria geométrica com ênfase no dimorfismo sexual na forma da quela maior de espécies do gênero *Alpheus*. Esta investigação do dimorfismo sexual pode revelar importantes informações sobre a ecologia evolutiva de um taxon (Blanckenhorn et al. 2006; Nascimento et al. 2020)

Em conclusão, nossos resultados indicam variação morfológica da quela maior entre espécies do grupo *A. edwardsii*. Além disso, também foi observada variação morfológica intraespecífica entre *A. carlae* de diferentes localidades, que pode ter sido determinante para o sucesso da espécie na colonização dos ecossistemas ao longo da costa atlântico-ocidental. Devido a tais atributos, acreditamos que *A. carlae* pode ser uma relevante espécie modelo em estudos ecológicos futuros, podendo proporcionar importantes informações sobre os

processos que viabilizaram o sucesso na dispersão e colonização de outras espécies do gênero *Alpheus* ao longo de toda a zona costeira das águas tropicais e subtropicais do mundo. Foi observado que a morfometria geométrica pode ser um método de grande utilidade em estudos de morfologia comparada entre os camarões do gênero *Alpheus*. A variação da forma na quela maior entre espécies diferentes pode ser maior do que a relatada em estudos ecológicos anteriores, e pode estar associada à plasticidade fenotípica do gênero. Sugerimos que novos estudos sejam realizados, a fim de ampliar os conhecimentos sobre a plasticidade fenotípica da quela maior dos camarões do gênero *Alpheus*, visto que a especialização ecológica da forma da quela maior, provavelmente, está associada ao sucesso evolutivo desses camarões.

#### AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo suporte financeiro fornecido: APP (#BP3-00139-00166.01.07/18) e WMN (BMD-0008-00344.01.12/18) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pela de bolsa produtividade de pesquisa concedida: AOA (PQ # 304235 / 2019-9). Agradecemos também, à Universidade Regional do Cariri (URCA) e Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) pelo suporte e disponibilidade de material para a realização do presente estudo.

#### REFERÊNCIAS

- Accioly IV, Lima-Filho PA, Santos TL, Barbosa ACA, Campos LBS, Souza JV, Washington CA, Wagner FM. 2013. Sexual dimorphism in *Litopenaeus vannamei* (Decapoda) identified by geometric morphometrics. Pan-Am. J. Aquat. Sci. 8:276–281.
- Alencar CERD, Lima-Filho PA, Molina WF, Freire FAM. 2014. Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through geometric morphometric. Sci. World J. 2014. Article ID 206168.
- Almeida AO, Boehs G, Araújo-Silva CL, Bezerra LEA. 2012. Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. Zootaxa. 3347:1–35.

Almeida AO, Coelho PA, Santos JTA, Ferraz NR. 2006. Crustáceos decápodos estuarinos de Ilhéus, Bahia, Brasil. Biota Neotrop. 6: <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?inventory+bn03406022006>

Almeida AO, Terossi M, Araújo-Silva CL, Mantelatto FL. 2013. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. Zootaxa. 3652:437–452.

Almeida AO, Terossi M, Mantelatto FL. 2014. Morphology and DNA analyses reveal a new cryptic snapping shrimp of the *Alpheus heterochaelis* Say, 1818 (Decapoda: Alpheidae) species complex from the western Atlantic. Zoosystema. 36:53–71.

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

Anker A, Ahyong ST, Noel PY, Palmer A. 2006. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. Evolution. 60:2507–2528.

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

Anker A, Hurt C, Knowlton N. 2007. Revision of the *Alpheus nuttingi* (Schmitt) species complex (Crustacea: Decapoda: Alpheidae), with description of a new species from the tropical eastern Pacific. Zootaxa. 1577:41–60.

Anker A, Hurt C, Knowlton N. 2009. Description of cryptic taxa within the *Alpheus bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878 and *A. hebes* Kim and Abele, 1988 species complexes (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). Zootaxa. 2153:1–23

Anker A, Pachellet PPG. 2013. Re-examination of the eastern Pacific and Atlântic material of *Alpheus malleator* Dana, 1852, with the description of *Alpheus wonkimi* sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). Zootaxa. 3637:412–431.

- Banner DM, Banner AH. 1982. The alpheid shrimp of Australia. Part III. The remaining alpheids, principally the genus *Alpheus*, and the family Ogyrididae. *Rec Aust Mus.* 34:1–357.
- Blanckenhorn WU, Stillwell RC, Young KA, Fox CW, Ashton KG. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change with latitude? *Evolution.* 60:2004–2011.
- Brown JH. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Chace Jr FA. 1988. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 5: Family Alpheidae. *Smith Contrib Zool.* 466:1–99.
- Christoffersen ML. 1984. The western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea, Caridea), with the description of a new species. *Pap Avulsos Zool.* 35:189–208.
- Conover MR, Miller DE. 1978. The importance of the large chela in the territorial and pairing behaviour of the snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis*. *Mar Behav Physiol.* 5:185–192.
- Costa-Souza AC, Rocha SS, Bezerra LEA, Almeida AO. 2014. Breeding and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. *J Crust Biol.* 34:593–603.
- Costa-Souza AC, Souza JRB, Almeida AO. 2019. Growth, sexual maturity and dimorphism in six species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae). *Thalassas.* 35:451–464.
- Costa-Souza AC, Souza JRB, Araújo MSLC, Almeida AO. 2017. Population structure of the shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical estuarine tidal mudflat. *Thalassas.* 34(1):1–11.
- De Grave S, Fransen CHJM. 2011. Carideorum catalogus: The recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zool Med.* 85:195–589.
- De Grave S, Krishnan AS, Kumar KPA, Christodoulou M. 2020. A new species of *Alpheus* (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from the Arabian Sea, Kerala, India. *Zootaxa.* 4750(2):277–285.

- Hyžný M, Kroh A, Ziegler A, Anker A, Košťák M, Schlögl J, Culka A, Jagt JWM, Fraaije RHB, Harzhauser M, Van Bakel BWM, Ruman A. 2017. Comprehensive analysis and reinterpretation of Cenozoic mesofossils reveals ancient origin of the snapping claw of alpheid shrimps. *Sci Rep.* 7(1):4076.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour.* 11:353–357.
- Knowlton N. 1980. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair bonding snapping shrimp. *Evolution.* 34:161–173.
- Knowlton N, Keller BD. 1982. Symmetric fights as a measure of escalation potential in a symbiotic, territorial snapping shrimp. *Behav Ecol Sociobiol.* 10:289–292.
- Levis NA, Martin RA, O'Donnell KA, Pfennig DW. 2017. Intraspecific adaptive radiation: Competition, ecological opportunity, and phenotypic diversification within species. *Evolution.* 71:2496–2509.
- Lima-Filho PA, Bidau CJ, Alencar CERD, Molina WF. 2017. Latitudinal influence on the sexual dimorphism of the marine fish *Bathygobius soporator* (Gobiidae: Teleostei). *Evol Biol.* 44:374–385.
- Losos JB. 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Syst Biol.* 41:403–420.
- Maciel CR, Valenti CW. 2009. Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum*: A review. *Nauplius.* 17: 61–79.
- Marchiori AB, Bartholomei-Santos ML, Santos S. 2014. Intraspecific variation in *Aegla longirostri* (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: evidence for ongoing speciation? *Biol J Linn Soc.* 112:31–39.
- Marchiori AB, Fornel R, Santos S. 2015. Morphometric variation in allopatric populations of *Aegla platensis* (Crustacea: Decapoda: Anomura): possible evidence for cryptic speciation. *Zoomorphology.* 134:45–53.
- Mathews LM. 2002a. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Anim Behav.* 63:767–777.

- Mathews LM. 2002b. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio, or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulatus*)? Behav Ecol Sociobiol. 51:426–432.
- Mathews LM. 2006. Cryptic biodiversity and phylogeographical patterns in a snapping shrimp species complex. Mol Ecol. 15:4049–4063.
- Mathews LM, Anker A. 2009. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). Mol Phylogenet Evol. 50:268–281.
- Mathews LM, Schubart CD, Neigel JE, Felder DL. 2002. Genetic, ecological, and behavioural divergence between two sibling snapping shrimp species (Crustacea: Decapoda: *Alpheus*). Mol Ecol. 11:1427–1437.
- McClure MR. 2002. Revised nomenclature of *Alpheus angulatus* McClure, 1995 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Proc Biol Soc Wash. 115:368–370.
- McClure MR, Wicksten MK. 1997. Morphological variation of species of the edwardsii group of *Alpheus* in the northern Gulf of Mexico and northwestern Atlantic (Decapoda: Caridea: Alpheidae). J Crust Biol. 17:480–487.
- Nascimento WM, De Lucena, IC, Macedo RS, Pinheiro AP. 2020. Sexual size dimorphism of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Decapoda: Palaemonidae) and its relationship to Rensch's rule. Invertebr Reprod Dev. 1–9.
- Nolan BA, Salmon M. 1970. The behavior and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochelis* and *Alpheus normanni*). Forma et Functio. 2:289–336.
- Paull JS, Martin RA, Pfennig DW. 2012. Increased competition as a cost of specialization during the evolution of resource polymorphism. Biol J Linn Soc. 107:845–853.
- Pescinelli RA, Almeida AO, Costa RC. 2018. Population structure, relative growth and morphological sexual maturity of the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 (Caridea:Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. Mar Biol Res. 14:610–620.

- Pescinelli RA, Davanso TM, Costa RC. 2017. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 97:1519–1526.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rafinesque CS. 1815. *Analyse de la Nature ou Tableau de l'Univers et des corps organisés.* 1–224.
- Read AT, Govind CK. 1997. Regeneration and sex-biased transformation of the sexually dimorphic pincer in adult snapping shrimps. *J Exp Zool.* 279:356–366.
- Rohlf FJ. 2015. The tps series of software. *Hystrix.* 26:1–3.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Biol.* 39: 40–59.
- Schein H. 1975. Aspects of the aggressive and sexual behaviour of *Alpheus heterochaelis* Say. *Mar Freshw Behav Phy.* 3:83–96.
- Schein H. 1977. The role of snapping in *Alpheus heterochaelis* Say, 1818, the big-clawed snapping shrimp. *Crustaceana.* 33:182–188.
- Schluter D. 2000. *The ecology of adaptive radiation.* Oxford University Press, Oxford, UK.
- Sidlauskas BL, Mol JH, Vari RP. 2011. Dealing with allometry in linear and geometric morphometrics: a taxonomic case study in the *Leporinus cylindriciformis* group (Characiformes: Anostomidae) with description of a new species from Suriname. *Zool J Linn Soc.* 162:103–130.
- Soledade GO, Almeida AO. 2013. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. *Nauplius.* 21:89–122.
- Soledade GO, Santos PS, Araujo MSLC, Mantelatto FL, Almeida AO. 2018. Heterosexual pairing in three *Alpheus* (Crustacea: Alpheidae) snapping shrimps from northeastern Brazil. *Vie et Milieu.* 68:109–117.

- Soledade GO, Santos PS, Pescinelli RA, Costa RC, Almeida AO. 2017. Embryo production of two sympatric snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Caridea: Alpheidae) from northeastern Brazil: a comparative approach. *Thalassas*. 33:151–158.
- Trevisan A, Marochi MZ, Costa M, Santos S, Masunari S. 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius*. 20:75–86.
- Vergamini FG, Pileggi LG, Mantelatto FL. 2011. Genetic variability of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Contrib Zool*. 80:67–83.
- Versluis M, Schmitz B, von der Heydt A, Lohse D. 2000. How snapping shrimp snap: through cavitating bubbles. *Science*. 289:2114–2117.
- Williams ST, Knowlton N, Weigt LA, Jara JA. 2001. Evidence for three major clades within the snapping shrimp genus *Alpheus* inferred from nuclear and mitochondrial gene sequence data. *Mol Phylogenet Evol*. 20:375-389.
- Yeo DCJ, Ng PKL. 1996. A new species of freshwater snapping shrimp *Alpheus cyanoteles* (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from Peninsular Malaysia and a redescription of *Alpheus paludicola* Kemp, 1915. *Raffles B Zool*. 44:37–63.
- Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. 3rd ed. Englewood Cliffs (NJ): Prentice- Hall.
- Zimmermann G, Bosc P, Valade P, Cornette R, Améziane N, Debat V. 2012. Geometric morphometrics of carapace of *Macrobrachium australe* (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island. *Acta Zool*. 93:492–500.

## Tabelas

Tabela 1 – Número de indivíduos machos (M) e fêmeas (F) de *Alpheus angulosus*, *A. carlae* e *A. estuariensis* coletados no Estado da Bahia, nordeste do Brasil.

Espécies	Localidade	M	F
<i>Alpheus angulosus</i>	Praia da Concha, Itacaré	15	15
<i>Alpheus carlae</i>	Praia da Concha, Itacaré	22	22
<i>Alpheus carlae</i>	Praia de Moreré, Cairú	20	20
<i>Alpheus estuariensis</i>	Baía do Pontal, Ilhéus	16	16

Tabela 2 – Resultados da análise de variáveis canônicas (CVA) para quela maior de machos de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP). CVs – Variáveis canônicas; Autov. – Autovalores da CVs; Var (%) – Porcentagem de variância de cada CV; V. Cum. (%) – Porcentagem de variância acumulada das CVs, Pcr – Distância de Procrustes. P – Valor de probabilidade (significância estatística).

CVs	Autov.	Var (%)	V.Cum. (%)	Pcr\ P	A.a (PC)	A.c (PM)	A.c (PC)	A.e (BP)
1	34.042	72.97	72.97	A.a (PC)		<0.05	0.30	<0.05
2	9.197	19.71	92.68	A.c (PM)	0.031		<0.05	<0.05
3	3.414	7.32	100	A.c (PC)	0.016	0.038		<0.05
				A.e (BP)	0.061	0.047	0.071	

Tabela 3 – Resultados da análise de variáveis canônicas (CVA) para quela maior de fêmeas de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP). CVs – Variáveis canônicas; Autov. – Autovalores da CVs; Var (%) – Porcentagem de variância de cada CV; V. Cum. (%) – Porcentagem de variância acumulada das CVs, Pcr – Distância de Procrustes. P – Valor de probabilidade (significância estatística).

CVs	Autov.	Var (%)	V.Cum. (%)	Pcr/P	A.a (PC)	A.c (PM)	A.c (PC)	A.e (BP)
1	38.652	82.04	82.04	A.a (PC)		0.08	0.09	<0.05
2	5.896	12.51	94.55	A.c (PM)	0.030		<0.05	<0.05
3	2.565	5.45	100	A.c (PC)	0.020	0.033		<0.05
				A.e (BP)	0.092	0.086	0.081	

## Legendas das figuras

Figura 1 – Localidades de coleta dos espécimes utilizados no presente estudo.

Figura 2 – Quela maior de espécime macho *Alpheus angulosus*, com posicionamento dos *landmarks* para obtenção da forma.

Figura 3 – *Scatterplot* da análise de variáveis canônicas (CVA) indicando a forma da quela maior (em gráfico *wireframe*) prevista para o agrupamento dos machos de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP), ao longo do morfoespaço.

Figura 4 – *Scatterplot* da análise de variáveis canônicas (CVA) indicando a forma da quela maior (em gráfico *wireframe*) prevista para o agrupamento das fêmeas de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP), ao longo do morfoespaço.

## Figuras

Figura 1 – Localidades de coleta dos espécimes de *Alpheus* spp. na costa da Bahia, nordeste do Brasil.

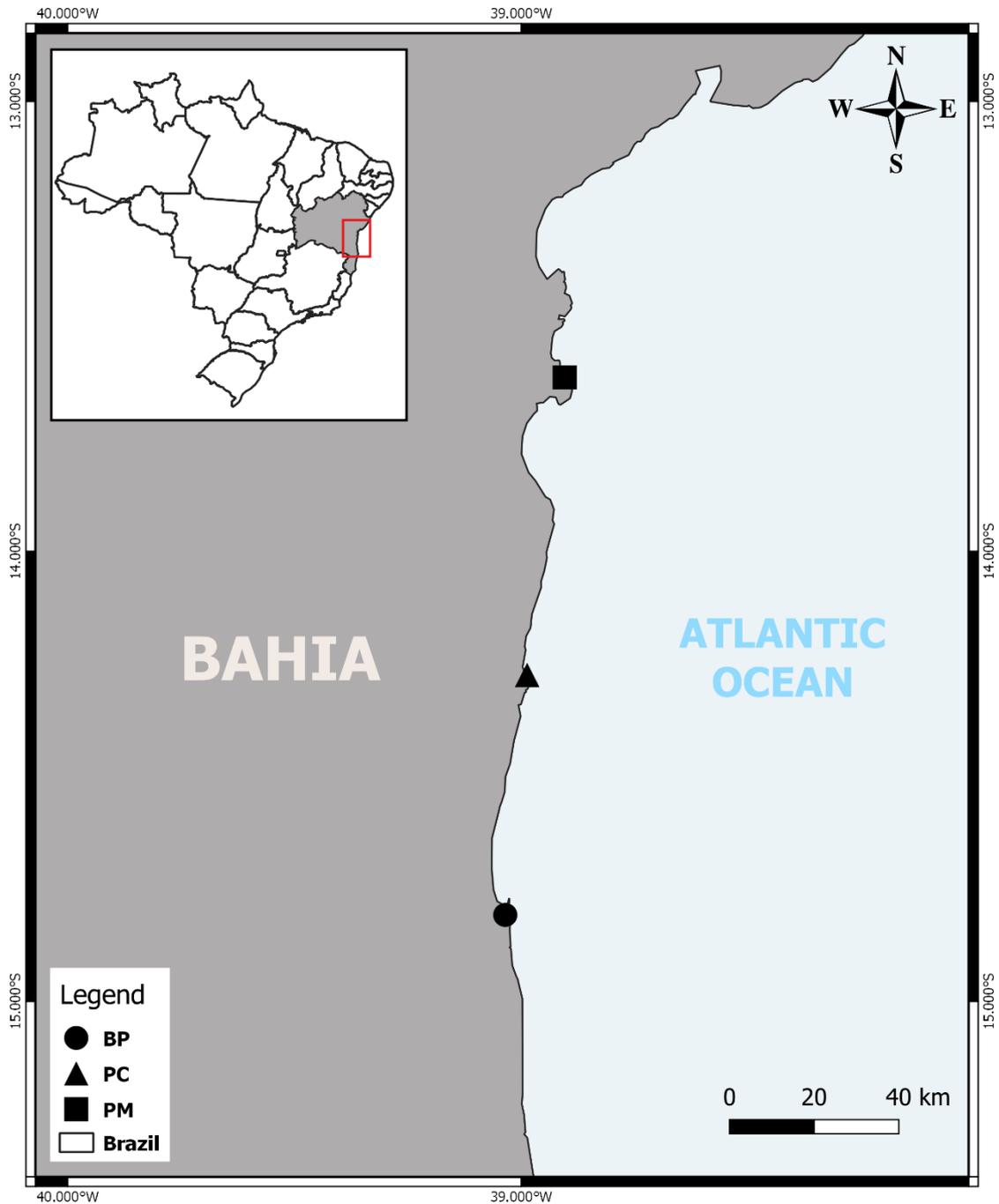


Figura 2 – Quela maior direita de espécime macho *Alpheus angulosus* em vista mesial, com posicionamento dos *landmarks* para obtenção da forma. Escala de 2 mm.

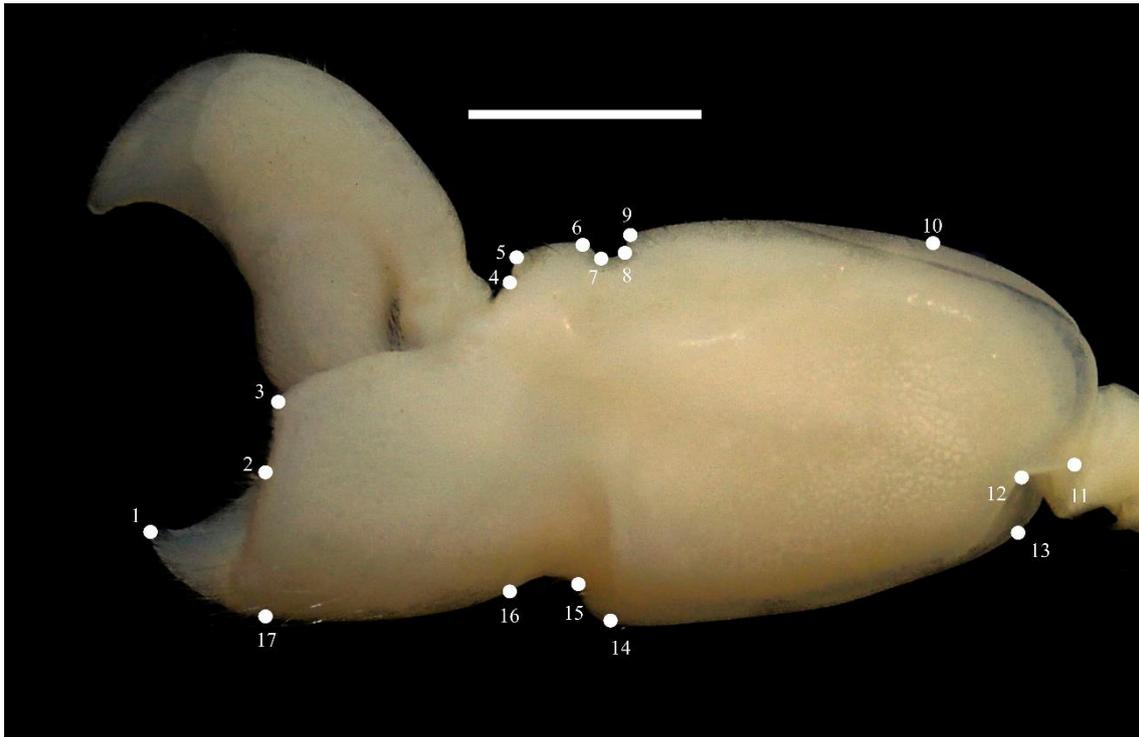


Figura 3 – *Scatterplot* da análise de variáveis canônicas (CVA) indicando a forma da quela maior (em gráfico *wireframe*) prevista para o agrupamento dos machos de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP), ao longo do morfoespaço.

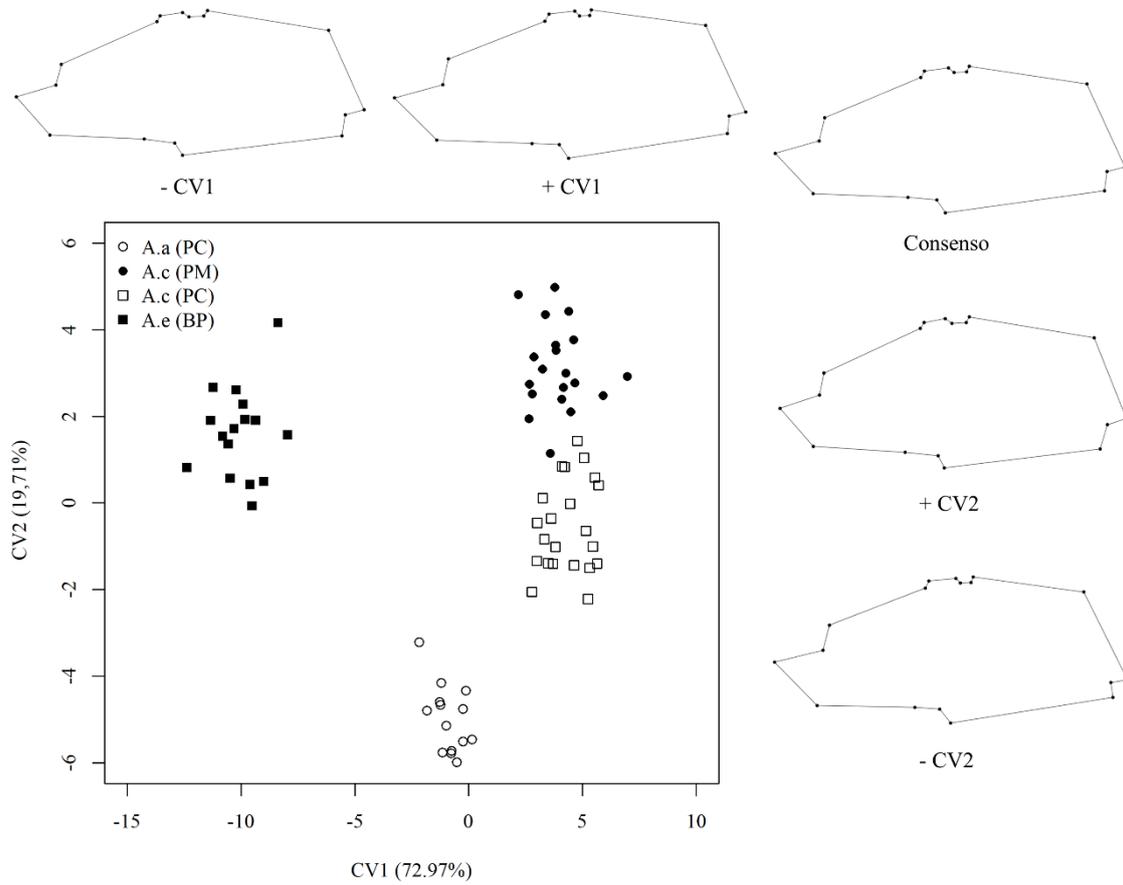
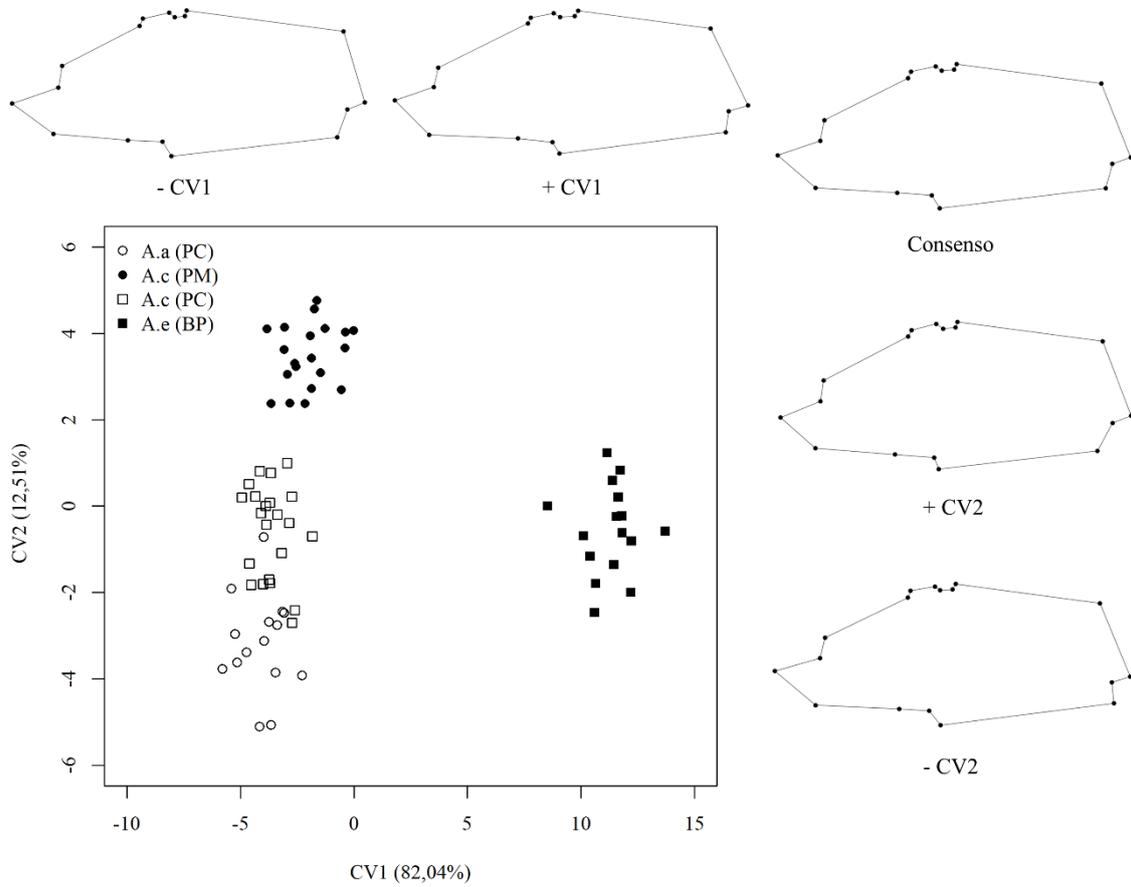


Figura 4 – *Scatterplot* da análise de variáveis canônicas (CVA) indicando a forma da quela maior (em gráfico *wireframe*) prevista para o agrupamento das fêmeas de *Alpheus angulosus* (A.a) de Praia da Concha (PC), *A. carlae* (A.c) de Praia da Concha (PC) e Praia de Moreré (PM) e *A. estuariensis* (A.e) de Baía do Pontal (BP), ao longo do morfoespaço.





Artigo a ser submetido a **Marine Biology Research**, ISSN: 1745-1000 (Print) 1745-1019 (Online); Qualis CAPES: B1

**Artigo 2 – Análise de dimorfismo sexual na forma da quela maior em três espécies do gênero *Alpheus* Fabricius, 1798 (Decapoda; Alpheidae)**

Whanderson Machado do Nascimento<sup>a,b\*</sup>, Alexandre O. Almeida<sup>c</sup>, Allysson Pontes Pinheiro<sup>a,b</sup>

*<sup>a</sup>Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE), Universidade Regional do Cariri, URCA, Crato, CE, Brasil.*

*<sup>b</sup>Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Universidade Regional do Cariri, URCA, Crato, CE, Brasil.*

*<sup>c</sup>Laboratório de Biologia de Crustáceos (LBC), Departamento de Zoologia, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, Brasil.*

\*Corresponding author: [whanderson@gmail.com](mailto:whanderson@gmail.com)

## Resumo

O presente estudo investigou se há dimorfismo sexual na forma da quela maior em *Alpheus angulosus*, *A. carlae* e *A. estuariensis*. Os espécimes foram coletados entre 2011 e 2013, em três pontos da zona costeira da Bahia, nordeste do Brasil. A forma da quela maior foi obtida a partir da utilização da técnica de morfometria geométrica por marcos anatômicos. Inicialmente, foram posicionados 17 *landmarks* em imagens capturadas digitalmente da quela maior de cada espécime. Uma análise de regressão linear multivariada foi utilizada para controlar os efeitos de tamanho (alometria estática e ontogenia). Por fim, uma análise de função discriminante foi utilizada para verificar a presença de variação na forma da quela maior entre os sexos por espécie. Os resultados revelaram dimorfismo sexual para a forma da quela maior em *Alpheus angulosus* e *A. carlae*, indicando monomorfismo sexual para *A. estuariensis*.

Palavras-chave: camarão-de-estalo; morfometria geométrica; seleção sexual.

## Introdução

Os padrões de dimorfismo sexual em cada taxon são resultantes de fatores ecológicos, seleção sexual em machos e/ou seleção de fecundidade em fêmeas (Shine 1989). Nos crustáceos decápodos, o dimorfismo sexual geralmente é caracterizado pelo maior tamanho do quelípodo nos machos e da câmara pleonal nas fêmeas. Nos machos o maior tamanho do quelípodo geralmente está associado à vantagens nas interações agonísticas, corte e cópula, enquanto o maior tamanho da câmara pleonal das fêmeas lhes confere maior capacidade reprodutiva, isto é, maior espaço disponível para incubação de ovos (Hartnoll 1978; Mariappan et al. 2000; Baeza et al. 2012; Simpson et al. 2016).

Crucial para ambos os sexos, o quelípodo é caracterizado por possuir a extremidade distal em forma de pinça, denominada de quela, uma estrutura corporal extremamente importante para o sucesso evolutivo dos crustáceos decápodos, evidenciando a ampla variação ecológica e morfológica do grupo (Lee 1995). Em muitos *taxa* são observadas variação no tamanho e na forma do par de quelas, fenômeno denominado de heteroquelia, onde a quela menor é geralmente utilizada para a alimentação enquanto a quela maior é utilizada em grande variedade de atividades biológicas, tais como: acasalamento, forrageio, alimentação, predação, comunicação visual, construção de abrigos e disputas agonísticas (Mariappan et al. 2000).

Apesar do grande número de espécies descritas (> 300; De Grave & Fransen 2011; Anker 2012; Almeida et al. 2013; Soledade et al. 2018; De Grave et al. 2020) para o gênero *Alpheus*, ainda são poucos os estudos que abordam padrões de dimorfismo sexual. Estudos recentes têm revelado importantes informações sobre o dimorfismo sexual da quela maior, onde é observada a presença (Pescinelli et al. 2018; Soledade et al. 2018) e a ausência (Soledade et al. 2018) de dimorfismo sexual na ontogenia da quela em diferentes espécies. Assim como, a presença de diferentes padrões de dimorfismo para o tamanho da mesma estrutura (Schein 1975; Knowlton 1980; Mathews 2002a; Pescinelli et al. 2018; Soledade et al. 2018; Costa-Souza et al. 2019). Além do exposto, Costa-Souza et al. (2019), em estudo realizado com algumas espécies de *Alpheus*, observaram diferentes padrões de crescimento entre adultos e juvenis do mesmo sexo, revelando que o desenvolvimento da quela maior pode ser bem mais variável a literatura propõe.

Recentemente, a aplicação da técnica de morfometria geométrica por marcos anatômicos tem revelado importantes informações acerca do dimorfismo sexual em decápodos (Trevisan et al. 2012; Accioly et al. 2013; Alencar et al. 2014). Para o gênero *Alpheus*, essa técnica revelou ser fundamental na variação interespecífica na forma da quela maior em espécies do grupo *Alpheus edwardsii* (Nascimento et al. dados não publicados - Cap. 01). Assim, devido à importância da quela maior em *Alpheus*, a aplicação da técnica morfometria geométrica para verificação de potencial dimorfismo sexual da forma dessa estrutura pode evidenciar informações ainda desconhecidas acerca da variação morfológica entre os gêneros sexuais de cada espécie em *Alpheus*. Desta forma, o presente estudo objetivou investigar se há dimorfismo sexual na forma da quela maior em *Alpheus*, tendo como hipótese a presença de variação na forma da quela maior entre os machos e fêmeas de *A. angulosus*, *A. carlae* e *A. estuariensis*.

## **Materiais e métodos**

Os espécimes utilizados nesse estudo foram coletados na costa sul do estado da Bahia, entre 2011 e 2013, em três localidades (Fig. 1): Baía do Pontal (BP) (14°48'31,1"S 39°02'08,3"O), município de Ilhéus, onde foram coletados os espécimes de *A. estuariensis*, mensalmente entre setembro de 2012 e outubro de 2012; Praia da Concha (PC) (14°16'31,4"S 38°59'14,5"O), município de Itacaré, onde foram coletadas *A. angulosus* e *A. carlae* em julho de 2012 e maio de 2013; Praia de Moreré (PM) (13°36'49,5"S 38°54'16,2"O), no município de Cairú, onde foi coletada *A. carlae*, em agosto de 2012 e maio de 2013.

Durante os procedimentos de campo, os espécimes coletados em pares heterossexuais foram acondicionados em sacos plásticos e mantidos separados dos demais casais. Em laboratório, foi realizada a identificação ao nível de espécie com base em Soledade e Almeida (2013) e, posteriormente, os espécimes foram identificados quanto ao sexo de acordo com a presença (machos) ou ausência (fêmeas) do *appendix masculina* no segundo par de pleópodos (Bauer 2004).

Para a análise de dimorfismo sexual na forma da quela maior, foi utilizado um total de 146 espécimes adultos, totalizando 73 casais heterossexuais, sendo: 15 casais de *A. angulosus* (PC); 22 casais de *A. carlae* (PC); 20 casais de *A. carlae* (PM); e 16 casais de *A. estuariensis* (BP). Antes da obtenção das imagens digitalizadas, foi realizada uma inspeção visual na quela maior de cada espécime, a fim de identificar possíveis danos e deformidades. Foram, portanto, incluídos nas análises apenas espécimes sem danos nesse apêndice. Por fim, foi utilizado um microscópio Leica EZ4W, com câmera fotográfica acoplada, a uma distância padronizada (zoom 8x), para obtenção das imagens digitalizadas da quela maior de cada espécime em vista mesial.

O software tpsUtil32 (Rohlf 2015) foi utilizado para a conversão das imagens para arquivo de formato TPS. Para obtenção da forma, foram digitalizados 17 *landmarks* (Fig. 2) em cada imagem, com a utilização do software tpsDig2 (Rohlf 2015). Em seguida, foi realizada uma análise generalizada de Procrustes (GPA) para as configurações de *landmarks* obtidos para cada espécie. Esse processo reduz a influência de erros ocorridos durante a captura das imagens digitalizadas, associados à posição, escala e rotação da estrutura utilizada (Rohlf e Slice 1990). Após a GPA, foi realizada uma análise de regressão multivariada para os dados da forma da quela maior entre os sexos, para cada espécie. Assim, os efeitos de alometria estática e ontogenética são controlados (Alencar et al. 2014). Neste caso, os valores residuais das regressões foram utilizados nas análises subsequentes.

Os resíduos das regressões entre os sexos de cada espécie foram submetidos, separadamente, a uma análise de função discriminante (DFA), para verificar a presença de variação da forma na quela maior entre machos e fêmeas. Além disso, para quantificar estatisticamente a variação entre os sexos, foram obtidos os valores da distância de Procrustes entre os sexos para cada espécie a partir da DFA (10.000 permutações). A representação gráfica da variação da forma prevista na DFA foi obtida a partir da configuração de gráfico “*wireframe*”.

As análises de regressão, GPA e DFA, bem como os gráficos do tipo “wireframe” foram realizadas no MorphoJ 1.02b® (Klingenberg 2011). O valor de significância adotado foi de 5% (Zar 2010).

## Resultados

Foi observado dimorfismo sexual na forma da quela maior em *A. angulosus* e *A. carlae*. Em *A. angulosus* foi observada variação na forma da quela maior entre machos e fêmeas (distância de Procrustes = 0,081;  $P < 0,001$ ; 10.000 permutações). Em *A. carlae*, também foi observada variação significativa para a quela maior entre os sexos, tanto para os espécimes da PC (distância de Procrustes = 0,103;  $P < 0,001$ ; 10.000 permutações) quanto para os da PM (distância de Procrustes = 0,067;  $P < 0,001$ ; 10.000 permutações). Em *A. angulosus* (Figura 3a), *A. carlae* da PC (Figura 3b) e *A. carlae* da PM (Figura 3c) a quela foi mais robusta nos machos, com dedo fixo proporcionalmente maior e mais proeminente, enquanto as fêmeas exibiram porção proximal da quela mais proeminente (Figura 3a). Por outro lado, não foi identificada variação significativa para a forma da quela maior entre machos e fêmeas de *A. estuariensis* (distância de Procrustes = 0,014;  $P = 0,431$ ; 10.000 permutações).

## Discussão

O dimorfismo sexual na forma da quela maior observado em *Alpheus angulosus* e *A. carlae* é caracterizado por uma maior robustez dessa estrutura nos machos, com dedo fixo proporcionalmente maior que nas fêmeas. Em *A. estuariensis* a forma da quela maior não diferiu entre machos e fêmeas, caracterizando monomorfismo sexual na forma dessa estrutura. Esses resultados indicam que o dimorfismo sexual para a forma da quela maior pode apresentar diferentes padrões em *Alpheus*, assim como observado para o dimorfismo sexual no crescimento alométrico da mesma estrutura em diferentes espécies do gênero (Costa-Souza et al. 2019).

O agonismo é um dos comportamentos mais característicos e estudados em crustáceos, sendo geralmente mediado pelo quelípodo (Mariappan et al. 2000; Bauer 2004), onde o maior tamanho e robustez dessa estrutura podem proporcionar vantagens relevantes (Claverie e Smith 2007; Alencar et al. 2014). Em *A. angulosus* e *A. carlae* a maior robustez da quela maior nos machos provavelmente lhes proporciona maior força mecânica, conferindo aos machos com tais características um maior sucesso durante interações agonísticas (Nolan e Salmon 1970; Schein 1974; Mathews 2002a, b). Os resultados do presente estudo indicam que

os machos podem exibir maior robustez da quela maior. Provavelmente uma característica sexual secundária selecionada em algumas espécies do gênero, que pode estar relacionada com um maior sucesso na proteção e manutenção de abrigos, uma vez que o sucesso nessas atividades é crucial para o comportamento de endogamia evidenciado em muitas espécies do gênero (Schein 1975; Knowlton 1980; Mathews 2002a; Pescinelli et al. 2018; Costa-Souza et al. 2019).

Nas espécies de *Alpheus* que constroem galerias, estas são construídas por ambos os sexos (Mathews 2002a, b). Tal comportamento tem sido apontado como característico de *A. estuariensis*, que realiza com frequência o ato de construir galerias nas zonas lamacentas dos estuários (Christoffersen 1984; Almeida et al. 2012; Costa-Souza et al. 2014), diferentemente de *A. angulosus* e *A. carlae* que não constroem galerias. Portanto, o uso destas estruturas por ambos os sexos na construção de galerias pode ser apontado como provável fator determinante para os diferentes padrões observados para a quela maior de *Alpheus estuariensis*, em relação a *A. angulosus* e *A. carlae*.

No presente estudo, a ausência de dimorfismo sexual na forma da quela maior em *A. estuariensis*, pode ser apontada como mais uma evidência da provável especialização dessa estrutura para a construção de galerias, já que ambos os sexos estariam sendo pressionados evolutivamente para a realização desta importante tarefa propiciando vantagem na proteção contra predadores, por exemplo. Além disso, a ausência de dimorfismo sexual na forma da quela maior, corrobora os resultados observados por Costa-Souza et al. (2019), onde machos e fêmeas exibiram os mesmos padrões ontogenéticos para comprimento e largura da quela maior, embora tenha sido observada variação significativa no tamanho da estrutura entre os sexos.

Devido à forte similaridade morfológica entre as espécies de *Alpheus*, muitos caracteres morfológicos ainda são pouco explorados em estudos biológicos e ecológicos. Contudo, assim como observado em outros crustáceos (Trevisan et al. 2012; Zimmermann et al. 2012; Accioly et al. 2013; Alencar et al. 2014; Marchiori et al. 2014, 2015). Assim como observado por Nascimento et al. (dados não publicados - Cap. 01), os resultados do presente estudo, fornecem novas informações sobre a morfologia de *Alpheus* indicando que a morfometria geométrica pode contribuir em pesquisas futuras, não só em *Alpheus*, mas entre os Alpheidae em geral, visto que a similaridade morfológica dos camarões-de-estalo vai além das espécies do gênero aqui estudadas (Anker et al. 2006).

Em conclusão, os resultados do presente estudo corroboram a hipótese de que a forma da quela maior em *Alpheus* pode ser moldada pelos processos da ecologia evolutiva de gênero sexual em cada espécie, onde os diferentes padrões observados na morfologia da quela maior entre os sexos em *A. estuariensis*, em relação a *A. angulosus* e *A. carlae*, deve ser resultante de sua especialização ecológica similar para machos e fêmeas para escavar galerias na lama em *A. estuariensis*, como proposto por Nascimento et al. (dados não publicados - Cap. 01). Desta forma, é razoável supor que o padrão de dimorfismo sexual na forma da quela maior entre as espécies de *Alpheus* pode ser mais variado do que se tem conhecimento. Enquanto, os processos ecológicos que moldam o dimorfismo sexual em *A. angulosus* e *A. carlae* parecem proporcionar quela mais robusta aos machos dessas espécies, em *A. estuariensis* tais mecanismos podem ter resultado na similaridade morfológica dessa estrutura entre machos e fêmeas para a realização de uma mesma atividade, proporcionando maior especialização para uma função em comum, que parece ser a construção de galerias. Acreditamos que os principais fatores influentes nos resultados observados sejam resultantes da ecologia evolutiva das espécies estudadas. Contudo, pesquisas com um maior número de espécies ecologicamente distintas precisam ser realizados para corroborar nossas hipóteses.

### **Agradecimentos**

Agradecemos a Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo suporte financeiro fornecido: APP (#BP3-00139-00166.01.07/18) e WMN (BMD-0008-00344.01.12/18) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pela de bolsa produtividade de pesquisa concedida: AOA (PQ # 304235 / 2019-9). Agradecemos também, à Universidade Regional do Cariri (URCA) e Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) pelo suporte e disponibilidade de material para a realização do presente estudo.

### **Referências**

Accioly IV, Lima-Filho PA, Santos TL, Barbosa ACA, Campos LBS, Souza JV, Washington CA, Wagner FM. 2013. Sexual dimorphism in *Litopenaeus vannamei* (Decapoda) identified by geometric morphometrics. Pan-American Journal of Aquatic Sciences. 8(4):276–281.

- Alencar CERD, Lima-Filho PA, Molina WF, Freire FAM. 2014. Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through geometric morphometric. *The Scientific World Journal*. 2014: Article ID 206168.
- Almeida AO, Boehs G, Araújo-Silva CL, Bezerra LEA. 2012. Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa*. 3347:1–35.
- Almeida AO, Terossi M, Araújo-Silva CL, Mantelatto FL. 2013. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov. a new amphi-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. *Zootaxa*. 3652:437–452.
- Anker A. 2012. Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species. *Zootaxa*. 3386:1–109.
- Anker A, Ahyong ST, Noel PY, Palmer A. 2006. Morphological phylogeny of alpeid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. *Evolution*. 60:2507–2528.
- Baeza JA, Asorey CM. 2012. Testing the role of male–male competition in the evolution of sexual dimorphism: a comparison between two species of porcelain crabs. *Biological Journal of the Linnean Society*. 105(3):548–558.
- Bauer RT. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the Carideans. Norman (OK): University of Oklahoma Press. 316 pages.
- Christoffersen ML. 1984. The western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea, Caridea), with the description of a new species. *Pap Avulsos Zool*. 35:189–208.
- Claverie T, Smith IP. 2007. Functional significance of an unusual chela dimorphism in a marine decapod: specialization as a weapon? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274(1628):3033–3038.

- Costa-Souza AC, Rocha SS, Bezerra LEA, Almeida AO. 2014. Breeding and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*. 34:593–603.
- Costa-Souza AC, Souza JRB, Almeida AO. 2019. Growth, sexual maturity and dimorphism in six species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae). *Thalassas*. 35:451–464.
- De Grave S, Fransen CHJM. 2011. Carideorum catalogus: The recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zool Med*. 85:195–589.
- De Grave S, Krishnan AS, Kumar KPA, Christodoulou M. 2020. A new species of *Alpheus* (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from the Arabian Sea, Kerala, India. *Zootaxa*. 4750(2):277–285.
- Hartnoll RG. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*. 34(3):281–293
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*. 11(2):353–357.
- Knowlton N. 1980. Sexual selection and dimorphism in two demes of a symbiotic, pair bonding snapping shrimp. *Evolution*. 34(1):161–173.
- Lee SY. 1995. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 193:161–176.
- Marchiori AB, Bartholomei-Santos ML, Santos S. 2014. Intraspecific variation in *Aegla longirostri* (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: evidence for ongoing speciation? *Biol J Linn Soc*. 112:31–39.
- Marchiori AB, Fornel R, Santos S. 2015. Morphometric variation in allopatric populations of *Aegla platensis* (Crustacea: Decapoda: Anomura): possible evidence for cryptic speciation. *Zoomorphology*. 134:45–53.
- Mariappan P, Balasundaram C, Schmitz B. 2000. Decapod crustacean chelipeds: an overview. *Journal of Biosciences*. 25(3): 301–313.

- Mathews LM. 2002a. Territorial cooperation and social monogamy: factors affecting intersexual behaviours in pair-living snapping shrimp. *Animal Behaviour*. 63(4):767–777.
- Mathews LM. 2002b. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio, or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulatus*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 51:426–432.
- Nolan BA, Salmon M. 1970. The behavior and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochelis* and *Alpheus normanni*). *Forma et Functio*. 2:289–336.
- Pescinelli RA, Almeida AO, Costa RC. 2018. Population structure, relative growth and morphological sexual maturity of the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* Anker, 2012 (Caridea:Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. *Marine Biology Research*. 14(6):610–620.
- Rohlf FJ. 2015. The tps series of software. *Hystrix*. 26(1):1–3.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology*. 39(1): 40-59.
- Schein H. 1975. Aspects of the aggressive and sexual behaviour of *Alpheus heterochaelis* Say. *Marine & Freshwater Behaviour and Physiology*. 3(2):83–96.
- Shine R. 1989. Ecological Causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*. 64:419–461.
- Sidlauskas BL, Mol JH, Vari RP. 2011. Dealing with allometry in linear and geometric morphometrics: a taxonomic case study in the *Leporinus cylindriformis* group (Characiformes: Anostomidae) with description of a new species from Suriname. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 162(1):103–130.
- Simpson LA, Ambrosio LJ, Baeza JA. 2016. Sexual dimorphism and allometric growth in the enigmatic pygmy crab *Petramithrax pygmaeus* (Bell, 1836) (Decapoda: Brachyura: Mithracidae), with a formal test of Rensch’s Rule in spider crabs (superfamily Majoidea). *Journal of Crustacean Biology*. 36(6):792–803.

Soledade GO, Almeida AO. 2013. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. *Nauplius*. 21(1):89–122.

Soledade GO, Santos PS, Araujo MSLC, Mantelatto FL, Almeida AO. 2018. Heterosexual pairing in three *Alpheus* (Crustacea: Alpheidae) snapping shrimps from northeastern Brazil. *Vie et Milieu-Life and Environment*. 68(2–3):109–117.

Trevisan A, Marochi MZ, Costa M, Santos S, Masunari S. 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius*. 20(1):75–86.

Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th ed. Englewood Cliffs (NJ): Prentice- Hall. 944 pages.

Zimmermann G, Bosc P, Valade P, Cornette R, Améziane N, Debat V. 2012. Geometric morphometrics of carapace of *Macrobrachium australe* (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island. *Acta Zool*. 93:492–500.

## Figuras

Figura 1 – Localidades de coleta dos espécimes de *Alpheus* spp. na costa do estado da Bahia, nordeste do Brasil.

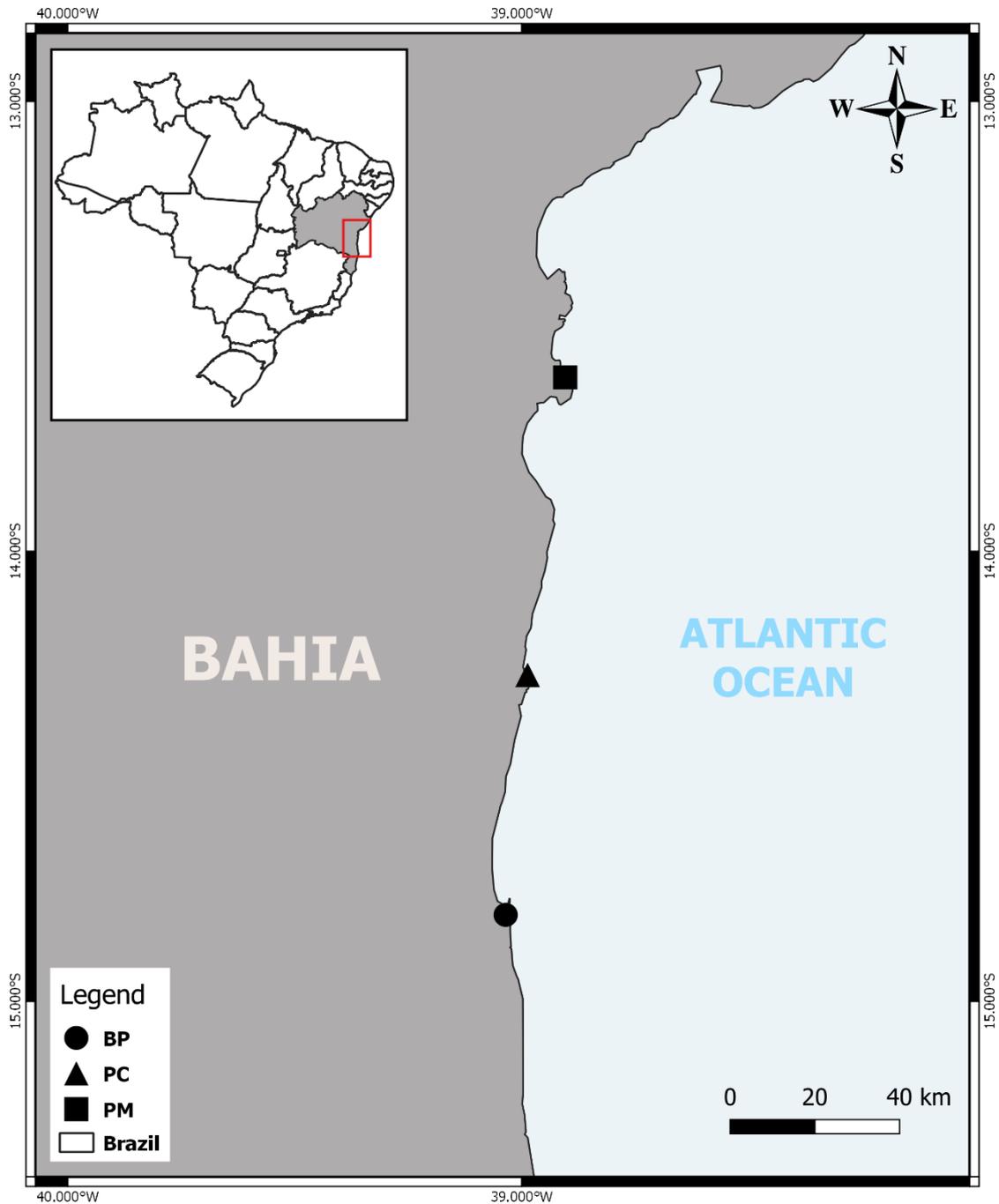


Figura 2 – Quela maior direita de espécime macho *Alpheus angulosus* em vista mesial, com posicionamento dos *landmarks* para obtenção da forma. Escala de 2 mm.

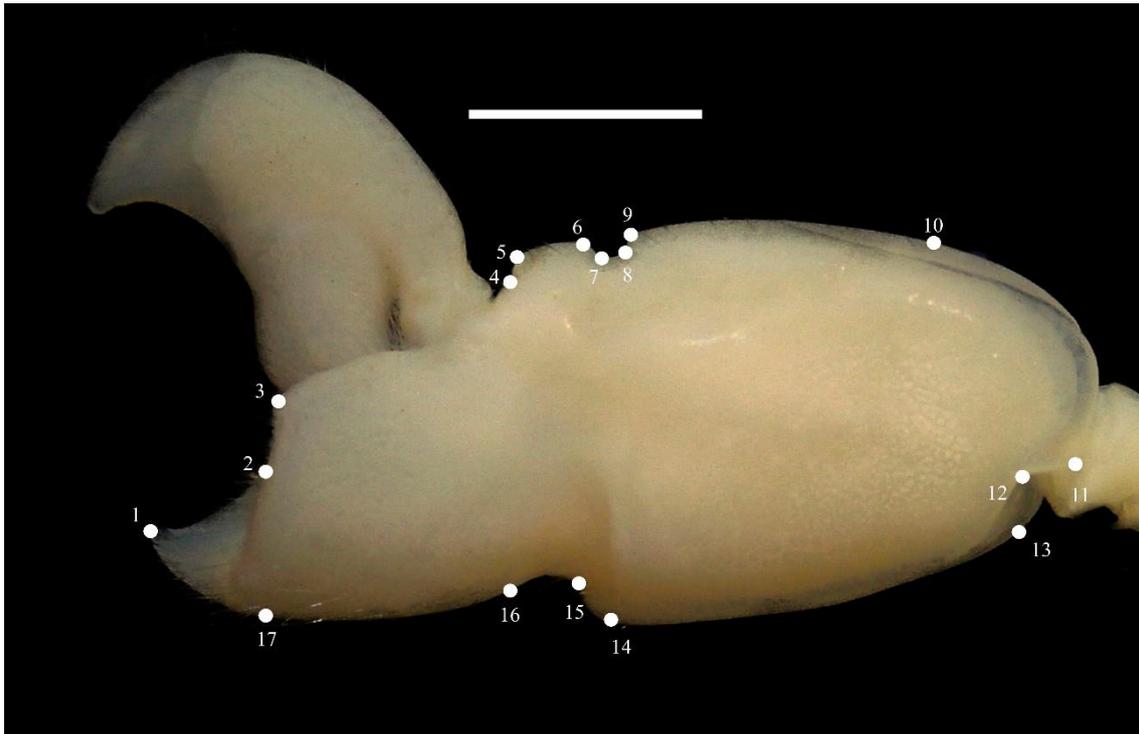
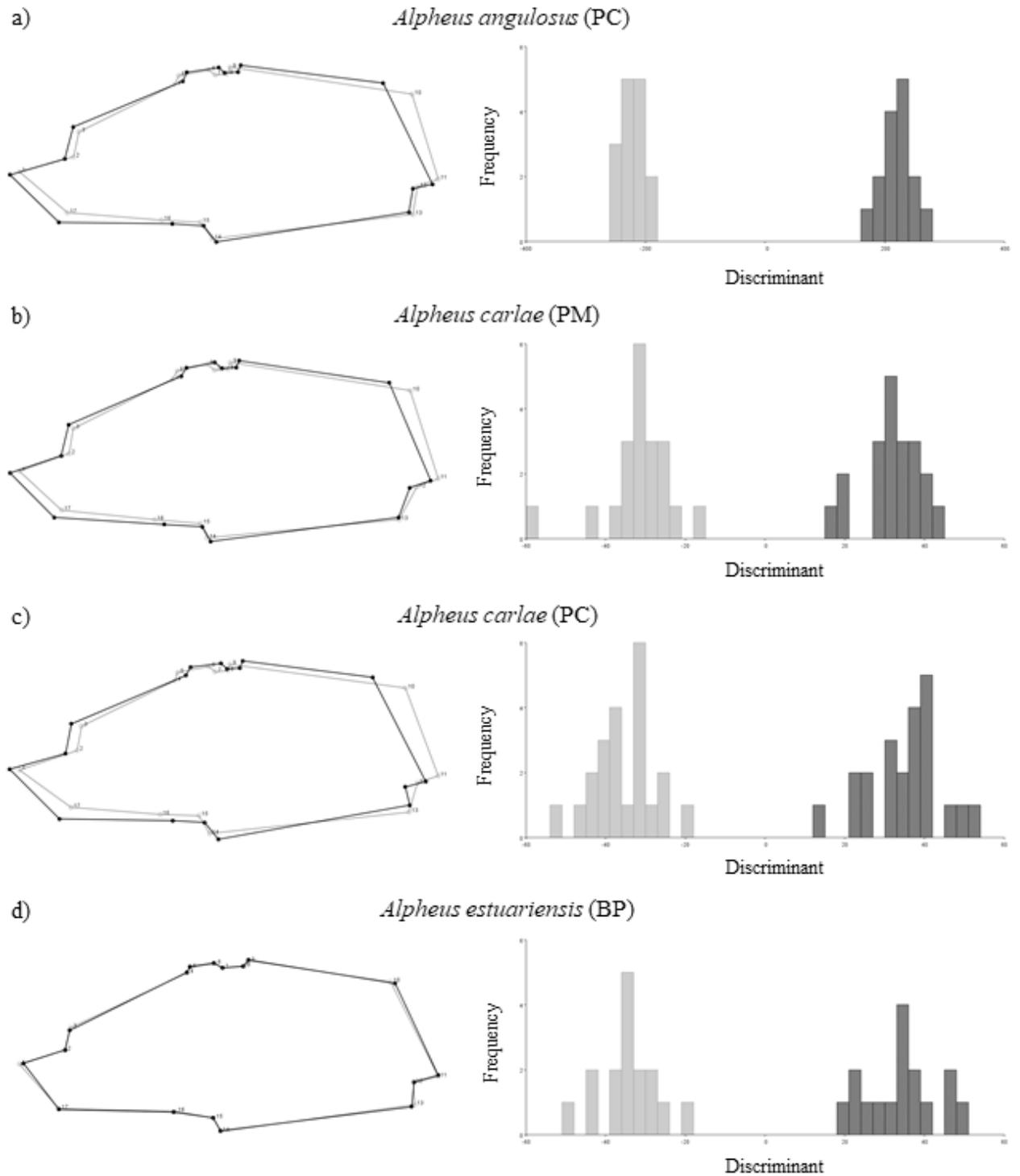


Figura 3 – Comparação da forma da quela maior e frequências obtidas a partir da análise da função discriminante entre os sexos de: a) *Alpheus angulosus* de Praia da Concha (PC); b) *A. carlae* de Praia da Concha (PC); c) *A. carlae* Praia de Moreré (PM); d) *A. estuariensis* de Baía do Pontal (BP). Fêmeas = cinza claro; machos = cinza escuro.



### 3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos corroboram a hipótese de variação intraespecífica e interespecífica para a forma da quela maior em *Alpheus*. Assim, a variação morfológica observada na forma da quela maior das espécies estudadas, provavelmente resulta da sua plasticidade fenotípica em resposta à diferentes pressões ecológicas, onde a diferente ecologia das espécies estudadas é um dos principais fatores associados à variação morfológica encontrada no presente estudo. Além disso, os machos exibem maior plasticidade fenotípica, que pode estar associada à maior exposição ao ambiente, visto que as fêmeas são mais sedentárias.

Os resultados observados para o dimorfismo sexual são mais uma evidência do presente estudo para indicar de que a forma da quela maior em *Alpheus* pode ser moldada pelos processos da ecologia evolutiva de cada espécie, onde os diferentes padrões observados na morfologia da quela maior entre os sexos em *A. estuariensis*, em relação a *A. angulosus* e *A. carlae*, deve ser resultante de sua especialização ecológica para escavar galerias na lama em *A. estuariensis*. Assim, os principais fatores influentes nos resultados observados são resultantes da ecologia evolutiva das espécies estudadas.

Por fim, a morfometria geométrica pode ser uma ferramenta de grande utilidade em estudos de morfologia comparada entre os camarões do gênero *Alpheus*. A variação da forma na quela maior relatada por essa técnica traz novas implicações acerca da resposta ecológica dessa estrutura aos diferentes tipos de ambientes com ocorrência de representantes de *Alpheus*. Assim, sugerimos que novos estudos sejam realizados, a fim de ampliar os conhecimentos sobre as respostas ecológicas da plasticidade fenotípica da quela maior dos camarões do gênero *Alpheus*, visto que a ampla distribuição ecológica das espécies do gênero é mais ampla e diversa do que a investigada aqui.

#### 4 REFERÊNCIAS

ACCIOLY IV, LIMA-FILHO PA, SANTOS TL, BARBOSA ACA, CAMPOS LBS, SOUZA JV, WASHINGTON CA, WAGNER FM. Sexual dimorphism in *Litopenaeus vannamei* (Decapoda) identified by geometric morphometrics. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 8, n. 4, p. 276-281, 2013.

ADAMS DC; ROHLF FJ; SLICE DE. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. **Hystrix**, v. 24, n. 1, p. 7, 2013.

ALENCAR CERD, LIMA-FILHO PA, MOLINA WF, FREIRE FAM. Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucididae) accessed through geometric morphometric. **The Scientific World Journal**, 2014, Article ID 206168, 1–8.

ALMEIDA AO, BOEHS G, ARAÚJO-SILVA CL, BEZERRA LEA. Shallow-water caridean shrimps from southern Bahia, Brazil, including the first record of *Synalpheus ul* (Ríos & Duffy, 2007) (Alpheidae) in the southwestern Atlantic Ocean. **Zootaxa**, v. 3347, n. 1, p. 1-35, 2012.

ALMEIDA AO, COELHO PA, SANTOS JTA, FERRAZ NR. Crustáceos decápodos estuarinos de Ilhéus, Bahia, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 2, p. 1-24, 2006: <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?inventory+bn03406022006>

ALMEIDA AO, TEROSSI M, ARAÚJO-SILVA CL, MANTELATTO FL. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new ampho-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data. **Zootaxa**, v. 3652, n. 4, p. 437-452, 2013.

ALMEIDA AO, TEROSSI M, MANTELATTO FL. Morphology and DNA analyses reveal a new cryptic snapping shrimp of the *Alpheus heterochaelis* Say, 1818 (Decapoda: Alpheidae) species complex from the western Atlantic. **Zoosystema**, v. 36, n. 1, p. 53-71, 2014.

ALMEIDA AO, SANTOS PS, SOLEDADE GO, SANTOS JP, PÉREZ CD. New invertebrate host records (Porifera and Cnidaria) for some caridean shrimps in estuaries of north-eastern Brazil. **Marine Biodiversity Records**, v. 8, 2015.

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

ANKER A, AHYONG ST, NOEL PY, PALMER A. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw. **Evolution**, v. 60, n. 12, p. 2507-2528, 2006.

ANKER A, DE GRAVE S. Description of *Alpheus cedrici* sp. n., a strikingly coloured snapping shrimp (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from Ascension Island, central Atlantic Ocean. **ZooKeys**, n. 183, p. 1, 2012.

ANKER A, HURT C, KNOWLTON N. Description of cryptic taxa within the *Alpheus bouvieri* A. Milne-Edwards, 1878 and *A. hebes* Kim and Abele, 1988 species complexes (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). **Zootaxa**, 2009.

ANKER A, PACHELLE PPG. Re-examination of the eastern Pacific and Atlantic material of *Alpheus malleator* Dana, 1852, with the description of *Alpheus wonkimi* sp. nov. (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). **Zootaxa**, v. 3637, n. 4, p. 412-431, 2013.

AUDOUIN V. Explication sommaire des planches de Crustacés de l'Égypte et de la Syrie, publiées par Jules-César Savigny, Membre de l'Institut; offrant un exposé des caractères naturels des genres, avec la distinction des espèces. **Histoire naturelle**, v. 1, n. 4, p. 77-98, 1826.

BANNER DM, BANNER AH. The alpheid shrimps of Australia, part III: The remaining alpheids, principally the genus *Alpheus*, and the family Ogyrididae. **Rec. Aust. Mus.**, v. 34, n. 1, p. 1-357, 1982.

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

BLANCKENHORN WU, STILLWELL RC, YOUNG KA, FOX CW, ASHTON KG. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude?. **Evolution**, v. 60, n. 10, p. 2004-2011, 2006.

BROWN JH. 1995. **Macroecology**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Chace Jr FA. **The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 5: Family Alpheidae**. Smithsonian Institution Press, 1988.

CHRISTOFFERSEN ML. The western Atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea, Caridea), with the description of a new species. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 35, n. 19, p. 189–208, 1984.

CONOVER MR, MILLER DE. The importance of the large chela in the territorial and pairing behaviour of the snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis*. **Marine & Freshwater Behaviour & Phy**, v. 5, n. 3, p. 185-192, 1978.

COSTA-SOUZA AC, ROCHA SS, BEZERRA LEA, ALMEIDA AO. Breeding and heterosexual pairing in the snapping shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical bay in northeastern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, v. 34, n. 5, p. 593-603, 2014.

COSTA-SOUZA AC, SOUZA JRB, ALMEIDA AO. Growth, sexual maturity and dimorphism in six species of snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Decapoda: Alpheidae). **Thalassas**, v. 135, n. 2, p. 451–464, 2019.

COSTA-SOUZA AC, SOUZA JRB, ARAÚJO MSLC, ALMEIDA AO. Population structure of the shrimp *Alpheus estuariensis* (Caridea: Alpheidae) in a tropical estuarine tidal mudflat. **Thalassas**. v. 34, n. 1, p. 1–11, 2017.

CUMBERLIDGE, N. Global diversity and conservation of freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). In: **A global overview of the conservation of freshwater decapod crustaceans**. Springer, Cham, 2016. p. 1-22.

DE GRAVE S, PENTCHEFF ND, AHYONG ST, CHAN TY, CRANDALL KA, DWORSCHAK PC, FELDER DL, FELDMANN RM, FRANSEN CHJM, GOULDING LYD, LEMAITRE R, LOW MEY, MARTIN JW, NG PKL, SCHWEITZER CE, TAN SH, WETZER R. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. **Raffles Bulletin of Zoology Suppl.** v. 21, p. 1-109, 2009.

DE GRAVE S, FRANSEN CHJM. **Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda).** Leiden: NCB Naturalis, 2011.

DE GRAVE S, KRISHNAN AS, KUMAR KPA, CHRISTODOULOU M. 2020. A new species of *Alpheus* (Crustacea, Decapoda, Alpheidae) from the Arabian Sea, Kerala, India. **Zootaxa**, v. 4750, n. 2, 2020.

FABRICIUS JC. **Entomologia Systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis locis observationibus descriptionibus. Hafniae. I-IV.** Supplementum Entomologiae Systematicae Copenhagen: 1798.

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

HYŽNÝ M, KROH A, ZIEGLER A, ANKER A, KOŠŤÁK M, SCHLÖGL J, CULKA A, JAGT JWM, FRAAIJE RHB, HARZHAUSER M, VAN BAKEL BWM, RUMAN A. Comprehensive analysis and reinterpretation of Cenozoic mesofossils reveals ancient origin of the snapping claw of alpheid shrimps. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1-10, 2017.

KLINGENBERG CP. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular ecology resources**, v. 11, n. 2, p. 353-357, 2011.

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

KNOWLTON N, KELLER BD. Symmetric fights as a measure of escalation potential in a symbiotic, territorial snapping shrimp. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 10, n. 4, p. 289–292, 1982.

LATREILLE, PA. **Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes: ouvrage faisant suite aux ouvrages de Leclerc de Buffon, et partie du cours complet d'histoire naturelle rédigé par CS Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes.** Dufart, 1804.

LEE SY. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.** v. 193, p. 161–176, 1995.

LEVIS NA, MARTIN RA, O'DONNELL KA, PFENNIG DW. Intraspecific adaptive radiation: Competition, ecological opportunity, and phenotypic diversification within species. **Evolution.** v. 71, p. 2496–2509, 2017.

LIMA-FILHO PA, BIDAU CJ, ALENCAR CERD, MOLINA WF. Latitudinal influence on the sexual dimorphism of the marine fish *Bathygobius soporator* (Gobiidae: Teleostei). **Evolutionary Biology,** v. 44, n. 3, p. 374–385, 2017.

LOSOS JB. The evolution of convergent structure in Caribbean Anolis communities. **Systematic biology,** v. 41, n. 4, p. 403–420, 1992.

MACIEL CR, VALENTI CW. Biology, fisheries, and aquaculture of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum*: A review. **Nauplius,** v. 17, p. 61–79, 2009.

MARCHIORI AB, BARTHOLOMEI-SANTOS ML, SANTOS S. Intraspecific variation in *Aegla longirostri* (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: evidence for ongoing speciation? **Biological Journal of the Linnean Society,** v. 112, p. 31–39, 2014.

MARIAPPAN P, BALASUNDARAM C, SCHMITZ B. Decapod crustacean chelipeds: an overview. **Journal of Biosciences,** p. 25, n. 3, 301–313, 2000.

MARCHIORI AB, FORNEL R, SANTOS S. Morphometric variation in allopatric populations of *Aegla platensis* (Crustacea: Decapoda: Anomura): possible evidence for cryptic speciation. **Zoomorphology,** v. 134, p. 45–53, 2015.

MARTIN W; DAVIS GE. An updated classification of the recent Crustacea. Los Angeles: **Natural History Museum of Los Angeles County,** 2001.

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

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

MATHEWS LM. Cryptic biodiversity and phylogeographical patterns in a snapping shrimp species complex. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 13, p. 4049–4063, 2006.

MATHEWS LM, ANKER A. Molecular phylogeny reveals extensive ancient and ongoing radiations in a snapping shrimp species complex (Crustacea, Alpheidae, *Alpheus armillatus*). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 50, n. 2, p. 268–281, 2009.

MATHEWS LM, SCHUBART CD, NEIGEL JE, FELDER DL. Genetic, ecological, and behavioural divergence between two sibling snapping shrimp species (Crustacea: Decapoda: *Alpheus*). **Molecular Ecology**, v. 11, n. 8, p. 1427–1437, 2002.

McCLURE MR. Revised nomenclature of *Alpheus angulatus* McClure, 1995 (Decapoda: Caridea: Alpheidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 115, n. 2, p. 368–370, 2002.

McCLURE MR, WICKSTEN MK. Morphological variation of species of the edwardsii group of *Alpheus* in the northern Gulf of Mexico and northwestern Atlantic (Decapoda: Caridea: Alpheidae). **Journal of Crustacean Biology**, v. 17, n. 3, p. 480–487, 1997.

NASCIMENTO WM, DE LUCENA, IC, MACEDO RS, PINHEIRO AP. Sexual size dimorphism of the freshwater shrimp *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) (Decapoda: Palaemonidae) and its relationship to Rensch's rule. **Invertebrate Reproduction & Development**, p. 1–9, 2020.

NOLAN BA, SALMON M. The behavior and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochelis* and *Alpheus normanni*). **Forma et Functio**, v. 2, p. 289–336, 1970.

PAULL JS, MARTIN RA, PFENNIG DW. Increased competition as a cost of specialization during the evolution of resource polymorphism. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 107, n. 4, p. 845-853, 2012.

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

PESCINELLI RA, DAVANSO TM, COSTA RC. Social monogamy and egg production in the snapping shrimp *Alpheus brasileiro* (Caridea: Alpheidae) from the south-eastern coast of Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 97, n. 7, p. 1519–1526, 2017.

PFENNIG, KS; PFENNIG, DW. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. **The Quarterly Review of Biology**, v. 84, n. 3, p. 253-276, 2009.

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

RAFINESQUE CS. **Analyse de la nature, ou tableau de l'univers et des corps organisés**. Aux dépens de l'auteur, 1815.

ROHLF, FJ. The tps series of software. **Hystrix**, v. 26, n. 1, 2015.

ROHLF FJ; MARCUS LF. A revolution morphometrics. **Trends in ecology & evolution**, v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993.

ROHLF FJ, SLICE D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. **Systematic Biology**, v. 39, n. 1, p. 40-59, 1990.

SAY, T. An account of the Crustacea of the United States. **Journal of Academy of Natural Science Philadelphia**, v. 1, p. 445-458, 1818.

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

SCHEIN H. The role of snapping in *Alpheus heterochaelis* Say, 1818, the big-clawed snapping shrimp. **Crustaceana**, v. 33, n. 2, p. 182–188, 1977.

SCHLUTER, D. **The ecology of adaptive radiation**. OUP Oxford, 2000.

SIDLAUSKAS BL, MOL JH, VARI RP. Dealing with allometry in linear and geometric morphometrics: a taxonomic case study in the *Leporinus cylindriformis* group (Characiformes: Anostomidae) with description of a new species from Suriname. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 162, n. 1, p. 103-130, 2011.

SOLEDADE GO, ALMEIDA AO. Snapping shrimps of the genus *Alpheus* Fabricius, 1798 from Brazil (Caridea: Alpheidae): updated checklist and key for identification. **Nauplius**, v. 21, n. 1, p. 89–122, 2013.

SOLEDADE GO, SANTOS PS, ARAUJO MSLC, MANTELATTO FL, ALMEIDA AO. 2018. Heterosexual pairing in three *Alpheus* (Crustacea: Alpheidae) snapping shrimps from northeastern Brazil. *Vie et Milieu-Life and Environment*. 68(2-3): 109–117.

SOLEDADE GO, SANTOS PS, PESPINELLI RA, COSTA RC, ALMEIDA AO. 2017. Embryo production of two sympatric snapping shrimps of the genus *Alpheus* (Caridea: Alpheidae) from northeastern Brazil: a comparative approach. *Thalassas*. 33(2): 151–158.

TORRES, M. V.; COLLINS, P. A.; GIRI, F. Morphological variation of freshwater crabs *Zilchiopsis collastinensis* and *Trichodactylus borellianus* (Decapoda, Trichodactylidae) among localities from the middle Paraná River basin during different hydrological periods. **ZooKeys**, n. 457, p. 171, 2014.

TREVISAN A, MAROCHI MZ, COSTA M, SANTOS S, MASUNARI S. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). **Nauplius**. v. 20, p.75–86, 2012.

VERGAMINI FG, PILEGGI LG, MANTELATTO FL. Genetic variability of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). **Contributions to Zoology**, v. 80, n. 1, p. 67-83, 2011.

VERSLUIS M, SCHMITZ B, VON DER HEYDT A, LOHSE D. How snapping shrimp snap: through cavitating bubbles. **Science**, v. 289, n. 5487, p. 2114-2117, 2000.

WEST-EBERHARD, Mary Jane. **Developmental plasticity and evolution**. Oxford University Press, 2003.

WILLIAMS ST, KNOWLTON N, WEIGT LA, JARA JA. Evidence for three major clades within the snapping shrimp genus *Alpheus* inferred from nuclear and mitochondrial gene sequence data. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 20, n. 3, p. 375-389, 2001.

YEO DCJ, NG PKL. A new species of freshwater snapping shrimp *Alpheus cyanoteles* (Decapoda: Caridea: Alpheidae) from Peninsular Malaysia and a redescription of *Alpheus paludicola* Kemp, 1915. **Raffles Bulletin of Zoology**, v. 44, p. 37–63, 1996.

ZAR JH. **Biostatistical Analysis**. 5th ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall, 2010.

ZIMMERMANN G, BOSCH P, VALADE P, CORNETTE R, AMÉZIANE N, DEBAT V. Geometric morphometrics of carapace of *Macrobrachium australe* (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island. **Acta Zoologica**, v. 93, n. 4, p. 492-500, 2012.