



MAURICIO PEREIRA ALMERÃO

ASPECTOS DO COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DE
Aegla platensis SCHMITT, EM CONDIÇÕES DE CULTIVO
(CRUSTACEA, ANOMURA, AEGLIDAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia e Comportamento Animal

Orientadora: Dr^a.Georgina Bond Backup.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

Porto Alegre

2005

ASPECTOS DO COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DE
Aegla platensis SCHMITT, EM CONDIÇÕES DE CULTIVO
(CRUSTACEA, ANOMURA, AEGLIDAE)

MAURICIO PEREIRA ALMERÃO

Dissertação aprovada em _____

Prof^a. Dr^a. Clarice Bernhardt Fialho

Prof^a. Dr^a. Sandra Maria Hartz

Prof. Dr. Alexander Turra

Prof^a. Dr^a. Georgina Bond-Buckup

Orientador

AGRADECIMENTOS

A Prof^a. Dr^a. Georgina Bond-Buckup, pela orientação em todas as etapas deste trabalho e pela confiança;

Ao Prof. Dr. Milton de Mendonça Jr., do Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, da UFRGS, pelo incentivo e inestimável auxílio na realização das análises estatísticas;

Ao Prof^o Luciano Amaro Valério, pelo auxílio na utilização da filmadora;

Ao Eduardo Luz, pelo auxílio na digitalização das imagens e montagem dos filmes;

Aos amigos Emerson Mossolin, Fábio Morelli e Luciane Ayres Peres pelo grande auxílio na aquisição de bibliografias de outras instituições;

Aos acadêmicos Felipe Ruffino Bavaresco, Fabiana Ribarcki e Pedro Brum pelo grande auxílio nas observações em cultivo

As colegas e amigas Aline Ferreira de Quadros e Carolina Coelho Sokolowicz pela paciência, incentivo e auxílio em coletas;

A todos os colegas do Laboratório de Crustáceos da UFRGS. De alguma forma, todos foram importantes em diferentes etapas do trabalho;

A minha família, em especial aos meus Pais e minha irmã, que me deram apoio nos momentos difíceis e estiveram sempre presentes em todas as fases do trabalho.

À CAPES, pela concessão da Bolsa de mestrado.

SUMÁRIO

Lista de Figuras.....	v
Lista de Tabelas.....	vii
Resumo.....	viii
Introdução.....	1
Objetivos.....	14
Material e Métodos.....	15
Resultados	
-Atividades de <i>Aegla platensis</i> em condições de cultivo e a sua influência sobre o comportamento reprodutivo.....	21
- O comportamento reprodutivo de <i>Aegla platensis</i> em condições de cultivo.....	29
- A influência da maturidade fisiológica gonadal feminina sobre o comportamento pré-copulatório de <i>Aegla platensis</i> em condições de cultivo.....	36
Discussão.....	44
Conclusões.....	54
Referências Bibliográficas.....	55
Apêndices.....	65

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Vista ventral do abdome com a gônada fisiologicamente imatura de uma fêmea de <i>Aegla platensis</i>	20
Figura 2. Vista ventral do abdome com a gônada fisiologicamente madura de uma fêmea de <i>Aegla platensis</i>	20
Figura 3. Comparação entre a proporção de observações de inatividade, atividades de rotina (AR) e comportamento reprodutivo (CR), de machos e fêmeas imaturas e maduras de <i>Aegla platensis</i> em condições de cultivo no experimento 1 (proporções com letras diferentes, diferem significativamente para $\alpha= 0,05$).....	26
Figura 4. Comparação entre a proporção de observações de inatividade, atividades de rotina (AR) e comportamento reprodutivo (CR) de machos e fêmeas imaturas e maduras de <i>Aegla platensis</i> em condições de cultivo no experimento 2 (proporções com letras diferentes, diferem significativamente para $\alpha= 0,05$).....	27
Figura 5. Comparação entre a proporção de observações de inatividade, atividades de rotina (AR) e comportamento reprodutivo (CR) de machos e fêmeas imaturas e maduras de <i>Aegla platensis</i> em condições de cultivo no experimento 3 (proporções com letras diferentes, diferem significativamente para $\alpha= 0,05$).....	28
Figura 6. Ilustração de um macho e de uma fêmea de <i>Aegla platensis</i> , em imobilidade durante a fase copulatória.....	35
Figura 7. Células masculinas envoltas por uma matriz (seta preta) dentro do abdome da fêmea circundado por oócitos (setas brancas) e secreção em <i>Aegla platensis</i>	35
Figura 8. Comparação entre as proporções de cada tipo de interação entre machos em relação a fêmeas imaturas e fêmeas maduras de <i>Aegla platensis</i> no experimento 1 (1 fêmea presente) (os números nas colunas correspondem ao número de vezes que o	

LISTA DE FIGURAS

comportamento foi observado).....	39
Figura 9. Comparação entre as proporções de cada tipo de interação entre machos em relação a fêmeas imaturas e fêmeas maduras de <i>Aegla platensis</i> no experimento 2 (2 fêmeas presentes) (os números nas colunas correspondem ao número de vezes que o comportamento foi observado).....	40
Figura 10. Comparação entre as proporções de cada tipo de interação entre machos em relação a fêmeas imaturas e fêmeas maduras de <i>Aegla platensis</i> no experimento 3 (3 fêmeas presentes) (os números nas colunas correspondem ao número de vezes que o comportamento foi observado).....	41
Figura 11. Comparação entre as proporções de cada tipo de interação entre machos e fêmeas (atos de agarrar e cortejar) com o aumento do número de fêmeas presentes (i.e. ao longo dos experimentos 1, 2 e 3) (números nas colunas correspondem ao número de vezes que o comportamento foi observado, independente da maturidade das fêmeas).....	42

LISTA DE TABELAS

Tabela I. Repertório de atos comportamentais exibidos por machos e fêmeas de <i>Aegla platensis</i> durante a inatividade e as atividades de rotina em condições de cultivo.....	25
Tabela II. Repertório de atos comportamentais exibidos durante as interações entre machos e fêmeas de <i>Aegla platensis</i> em condições de cultivo.....	33
Tabela III. Valores do qui-quadrado, graus de liberdade e valor de significância (p) no Pós-teste de Tendência Linear (ZAR, 1999) para mudanças nas proporções de interações de machos em relação a fêmeas de <i>Aegla platensis</i> (atos de agarrar e cortejar) com o aumento no número de fêmeas presentes.	43

RESUMO

Os eglídeos constituem o único grupo de anomuros que ocorrem em águas continentais, na região subtropical e temperada da América do Sul.

Com o objetivo de obter informações sobre o comportamento reprodutivo desse grupo, machos e fêmeas de *Aegla platensis* foram coletados no Arroio do Mineiro, na bacia hidrográfica do rio Gravataí, no município de Taquara, localidade da Fazenda Fialho, RS (29° 46 S - 50° 53 W) e trazidos para o laboratório para aclimatação e posterior observação. Na sala de cultivo do laboratório de crustáceos da UFRGS, os animais foram mantidos, observados e filmados durante seis meses *ad libitum*. Foram montados três experimentos (experimentos 1, 2 e 3), com casais, trincas (um macho e duas fêmeas) e quartetos (um macho e três fêmeas), respectivamente. A partir dos protocolos de observações diárias dos experimentos e das filmagens, as atividades dos animais, o comportamento reprodutivo e a influência da maturidade fisiológica das fêmeas no comportamento reprodutivo foram descritos e analisados.

Ao longo das observações os animais exibiram atos de inatividade e atividades de rotina. Tanto os machos quanto as fêmeas alternaram períodos de atividade, nos quais basicamente alimentaram-se e limparam-se, com períodos de letargia, nos quais estavam escondidos. O número e a maturidade fisiológica das fêmeas nos experimentos influenciaram as atividades dos animais. Fêmeas maduras em um mesmo aquário com fêmeas imaturas (experimento 2) apresentaram uma maior atividade, podendo ser explicada por competição por comida. Com três fêmeas em um mesmo aquário (experimento3), os machos aumentam suas atividades. Talvez os machos, com o aumento do número de fêmeas precisem sair dos abrigos ou do estado de letargia para “controlar” o ambiente. O comportamento reprodutivo da espécie foi descrito em três diferentes fases: fase pré-copulatória, fase copulatória e fase pós-copulatória. A fase pré-copulatória foi caracterizada pela exibição dos atos de agarrar e cortejar exibidos

RESUMO

pelos machos. Verificou-se uma tendência, ao longo dos experimentos, com o aumento do número de fêmeas, de um aumento na exibição do ato de agarrar, e conseqüente diminuição da corte, sugerindo que o ato de agarrar está relacionado com o reconhecimento das fêmeas e de seus diferentes estágios de maturação das gônadas. Durante a fase copulatória, evidências indicam que o quinto par de pereiópodos pode ser o apêndice responsável pela produção e transferência desse pacote de espermatozóides. Após a cópula, o macho permanece próximo à fêmea, para que essa dar início à fertilização e posterior fixação dos ovos aos pleópodos.

O comportamento reprodutivo de *A. platensis* caracteriza-se por uma fase pré-copulatória diretamente relacionada à maturidade fisiológica das fêmeas, mediada por atos agonísticos (agarrar) ou atos ritualizados (cortejar), além de uma fase copulatória envolvendo fêmeas em estágio de inter-muda, que também são encontradas em outros grupos de crustáceos decápodos. Algumas dessas características podem ser identificadas em outros anomuros até então estudados, mas o fato novo dentro do grupo é que a espécie não possui espermatóforos produzidos nos vasos deferentes.

INTRODUÇÃO

O comportamento reprodutivo ou de acasalamento, sob a ótica evolutiva, procura entender como a seleção sexual conduz a diferenças nas associações de acasalamento. As relações espaço-temporais entre os sexos resultam de interações sociais, conduzindo os animais para o acasalamento em diferentes espécies. Classificar essas associações exibidas dentro de um grupo é uma importante ferramenta que permite sumarizar a diversidade de comportamentos de acasalamento, indicando tendências de como opera a seleção sexual. (CHRISTY, 1987).

O comportamento reprodutivo de crustáceos tem sido descrito para os lagostins de água doce (MASON, 1970; INGLE & THOMAS, 1974; PIPPITT, 1977; AMEYAW-AKUMFI, 1981; BECHLER, 1981; BARKI & KARPLUS, 1999; KAWAI & SAITO, 2001), camarões marinhos e de água doce (HOFFMAN, 1972; DE SAINT-BRISSON, 1975; BAUER, 1976; PRIMAVERA, 1979; BERG & SANDIFER, 1984; YANO *et al.*, 1988; BODDEKE *et al.*, 1991; MISAMORE & BROWDY, 1996; CORREA *et al.*, 2000), além dos siris e caranguejos (EDWARDS, 1964; BERRIL & ARSENAULT, 1982; ELNER *et al.*, 1985; DONALDSON & ADAMS, 1989; PEREZ & BELLWOOD, 1989; DIESEL, 1991; HADDON, 1994; NORMAN, 1996; JIVOFF & HINES, 1998; PINHEIRO & FRANSOZO, 1999). Dentre os anomuros, os ermitões tem sido os mais estudados (HAZLETT, 1996 a, b; MINOUCHI & GOSHIMA, 1998; WADA *et al.*, 1999; HESS & BAUER, 2002; TUDGE & LEMAITRE, 2004; TURRA, 2005)

O comportamento reprodutivo em crustáceos decápodos vem sendo caracterizado, pelos estudiosos, em fases ou etapas: pré-copulatória, copulatória e pós-copulatória.

INTRODUÇÃO

FASE PRÉ-COPULATÓRIA

Em animais bissexuais uma necessidade para a sobrevivência das espécies é a descoberta de um parceiro ideal. Nessa busca, o reconhecimento do parceiro é o primeiro passo de uma série de eventos para unir as células sexuais. Após esse reconhecimento inicial de um parceiro potencial, o próximo desafio é trazê-lo para próximo de si o que, geralmente, é realizado pelo macho.(CLOUDSLEY-THOMPSON, 1961).

Em geral, durante a fase pré-copulatória ocorre o reconhecimento sexual e a corte, sendo que o reconhecimento sexual pode ocorrer através da liberação de feromônios (DUNHAM, 1970) ou pela urina liberada pelos indivíduos (SCHNEIDER *et al.*, 2001).

A função da corte é aproximar os animais, invertendo uma tendência ao retraimento na presença de outro. As informações essenciais, transmitidas na corte, são o sexo, a espécie e a posição, pois os parceiros devem entrar em contato para o acasalamento e antes disso têm que descobrir um ao outro (CARTHY & HOWSE, 1980).

Nos camarões existem poucas diferenças tanto no tipo de estímulo que aproximam os sexos e iniciam a corte (quimiotáctil, olfatório-quimiotáctil e visual-quimiotáctil) quanto nos diversos tipos de movimentos que são realizados por machos e fêmeas durante essa fase (SALMON, 1983). Em camarões peneídeos, como *Penaeus setiferus* Linnaeus, *P. vannamei* Boone, *P. paulensis* Pérez-Farfante e *P. monodon* Fabricius, os machos exibem séries de movimentos natatórios durante a corte junto às fêmeas, incluindo um estágio de perseguição e outro de investigação, no qual são utilizadas as antenas tanto para a aproximação quanto para a inspeção da região genital da fêmea (*thelycum*) (DE SAINT-BRISSON, 1975; PRIMAVERA, 1979; YANO *et al.*, 1988;

INTRODUÇÃO

MISAMORE & BROWDY, 1996). Da mesma forma, BAUER (1992) observou em *Sicyonia dorsalis* Kingsley, um estágio de perseguição e outro estágio, no qual o macho utiliza seu longo flagelo antenal para estimular a região genital da fêmea. Na espécie *Palaemonetes pugio* Holthuis o contato de antenas entre o casal parece ser importante para despertar o interesse do macho (BERG & SANDIFER, 1984). Em outras espécies, como *Pandalus platyceros* Brandt, *Crangon crangon* Linnaeus, *Rhynchocinetes typus* Milne Edwards e *Heptacarpus pictus* (Stimpson) os machos podem ainda utilizar os pereiópodos e os maxilípodos para tocar e agarrar as fêmeas durante a fase pré-copulatória (HOFFMAN, 1972; BODDEKE *et al.*, 1991; CORREA *et al.*, 2000; BAUER, 1976, respectivamente). A duração da fase pré-copulatória é muito variável. Em *Penaeus monodon* a corte dura 2 horas (PRIMAVERA, 1979) e em *Stenopus hispidus* Olivier, a duração da corte pode variar de 10 minutos a 6 horas (ZHANG *et al.*, 1998).

Nos caranguejos braquiúros, além da corte, durante a fase pré-copulatória os machos exibem o abraço pré-copulatório, guarda pré-copulatória ou cuidado pré-copulatório. A função da corte é capacitar machos maduros e fêmeas receptivas a reconhecerem-se mutuamente e, nesse processo, vários estímulos estão envolvidos, sendo que o abraço pré-copulatório confere a exclusividade da cópula para o macho e proteção para a fêmea em períodos de vulnerabilidade (HARTNOLL, 1969). O abraço pré-copulatório é observado nas espécies, nas quais a cópula ocorre tão logo a fêmea realize a muda, evento muitas vezes auxiliado pelo macho. Segundo HARTNOLL (1969), nos braquiúros existem dois padrões básicos de cópula, nos quais a corte pode variar. No primeiro padrão, característico de espécies exclusivamente aquáticas como os caranguejos *Matuta lunaris* (Forsk.) , *Ovalipes catharus* (White), *Carcinus maenas* Linnaeus, *Cancer borealis* Stimpson, *C. pagurus* Linnaeus, *Callinectes sapidus* (Rathbun), *Thalamita sima* Milne Edwards, *Arenaeus cribarius* (Lamarck) e

INTRODUÇÃO

Chionoecetes bairdi Rathbun, a corte é um processo prolongado, no qual o macho realiza o abraço pré-copulatório, monopolizando a fêmea por longos períodos antes da cópula. Além disso, nesse padrão o macho carrega a fêmea em estágio de pré-muda (EDWARDS, 1964; BERRIL & ARSENAULT, 1982; ELNER *et al.*, 1985; DONALDSON & ADAMS, 1989; PEREZ & BELLWOOD, 1989; DIESEL, 1991; HADDON, 1994; NORMAN, 1996; JIVOFF & HINES, 1998; PINHEIRO & FRANSOZO, 1999).

No segundo padrão, característico das espécies semi-terrestres pertencentes as famílias Grapsidae e Ocypodidae, a corte é um processo não evidente, como em *Chasmagnathus granulata* Dana (GRECO & RODRÍGUEZ, 1999), mas em outras, como *Ilyoplax gangetica* (Kemp), *Grapsus grapsus* (Linnaeus) e *Scopimera globosa* (de Haan), a corte é um processo muito elaborado, ocorrendo com fêmeas em estágio de inter-muda (KOSUGE *et al.*, 1994; ROMERO, 2003; HENMI *et al.*, 1993, respectivamente)

Nos lagostins de água doce, geralmente as atividades pré-copulatórias se caracterizam por contatos aleatórios entre machos e fêmeas e a discriminação dos sexos ocorre como resultado de interações agonísticas iniciais, que, invariavelmente conferem dominância ao macho (GHERARDI, 2002).

Nos anomuros, os estudos revelam padrões reprodutivos consideravelmente variados, devido às diversas adaptações aos ambientes onde vivem as espécies (SALMON, 1983). Em *Paralithodes brevipes* (Milne Edwards), os machos realizam o abraço pré-copulatório, pelo qual acessam as fêmeas, utilizando os quelípodos para agarrar os quelípodos e pereiópodos da fêmea. Além disso, durante o abraço os machos cobrem as fêmeas com seu corpo, com duração de 38 horas em média (WADA *et al.*, 1997). As pesquisas que relatam o comportamento reprodutivo nos anomuros reportam-se especialmente aos ermitões, nos quais, durante a fase pré-copulatória, os machos exibem a corte e o abraço pré-copulatório. Nas espécies *Pagurus filholi* (de Man), *P.*

INTRODUÇÃO

middendorffi (Brandt), *Clibanarius vittatus* (Bosc), *C. virescens* (Kraus), *Diogenes avarus* Heller, de forma geral, a corte está diretamente relacionada à presença da concha e os quelípodos são os principais apêndices utilizados pelos machos para agarrar a concha e acessar as fêmeas. Os machos realizam séries de rotações das conchas das fêmeas e batidas na região da borda da concha. Além disso, durante a fase pré-copulatória, exibem o abraço pré-copulatório, no qual agarram a concha das fêmeas com os pereiópodos (HAZLETT, 1996 a, b; MINOUCHI & GOSHIMA, 1998; WADA *et al.*, 1999).

FASE COPULATÓRIA

Após a etapa de localização, atração, aproximação e reconhecimento entre os sexos; ocorre a transferência das células masculinas para as fêmeas. Em crustáceos decápodos a cópula envolve uma série de movimentos que posicionam o macho, de tal forma que as células masculinas sejam transferidas com sucesso. Essa etapa é muito variável, diferindo na série de atos comportamentais que a caracterizam, nas estruturas de armazenamento das células masculinas, na forma como essas células são transferidas, no local onde ocorre a fertilização, no tipo de apêndice copulatório apresentado pelos machos e na duração da fase, que pode variar de segundos a dias.

Nos camarões, os atos comportamentais que caracterizam a etapa copulatória apresentam pouca variação. Em *Penaeus setiferus*, *P. vannamei*, *P. paulensis*, *P. monodon*, *Palaemonetes pugio* e *Crangon crangon*, o macho coloca-se perpendicularmente em relação ao corpo da fêmea, para transferir as células masculinas, abraçando-a com pereiópodos e urópodos, assumindo uma postura de “U” na região genital da fêmea (MISAMORE & BROWDY, 1996; PRIMAVERA, 1979; DE SAINT-BRISSON, 1975; BERG & SANDIFER, 1984; BODDEKE *et al.*, 1991, respectivamente).

INTRODUÇÃO

No camarão *Sicyonia dorsalis*, o macho posiciona-se perpendicularmente em relação à fêmea, mas a postura de “U” não foi observada (BAUER, 1992). ZHANG *et al.* (1998) observaram que no camarão *Stenopus hispidus*, o macho depois de agarrar a fêmea vira-se rapidamente e dispõe seu abdome junto ao da fêmea. Na espécie *Rhynchocinetes typus*, o macho inicialmente levanta levemente o abdome e bate os pleópodos. Posteriormente encurrala a fêmea com o primeiro par de pereiópodos e agarra os últimos tergitos do abdome da fêmea com o quinto par de pereiópodos. A transferência das células masculinas ocorre quando o macho eleva o abdome da fêmea e movimenta seu corpo lateralmente, batendo rapidamente os pleópodos (CORREA *et al.*, 2000).

Nos camarões a cópula ocorre após a muda da fêmea, quando torna-se atrativa para os machos. Os machos transferem as células masculinas na forma de massas espermatofóricas ou espermatóforos pré-formados (BAUER, 1986), e para tanto utilizam uma estrutura tubular formada pelo endopodito do primeiro par de pleópodos, o petasma, que pode ser auxiliado por modificações do endopodito do segundo par de pleópodos, o *appendix masculina*. As fêmeas armazenam as células masculinas em placas externas modificadas do sétimo e oitavo somitos torácicos (*thelycum*) ou em invaginações da cavidade cefalotorácica (receptáculos seminais) (BAUER, 1986, 1991).

A cópula, em geral, é um evento muito rápido. Em *Crangon crangon* e *Penaeus vannamei* ocorre em até 2 segundos, em média 6 segundos em *Sicyonia dorsalis* e em 10 segundos em *Stenopus hispidus* (BODDEKE *et al.*, 1991; YANO *et al.*, 1988; BAUER, 1992; ZHANG *et al.*, 1998, respectivamente). Em espécies de Penaeidae e Sicyonidae, como *Crangon carangon* e em *Stenopus hispidus* a fertilização é interna (BODDEKE *et al.*, 1991; ZHANG *et al.*, 1998; BAUER, 1991). Em outras espécies de camarões, como *Heptacarpus pictus* a fertilização é externa (BAUER, 1976).

INTRODUÇÃO

Nos caranguejos braquiúros, existem duas formas de cópula: na primeira machos em estágio de inter-muda copulam com fêmeas em estágio de pós-muda, com a carapaça mole, e na segunda a cópula ocorre entre machos e fêmeas em estágio de inter-muda (HARTNOLL, 1969).

Nas espécies aquáticas como *Arenaeus cribarius*, *Cancer borealis*, *Carcinus maenas*, *Ovalipes catharus*, *Chionoecetes bairdi* e *Matuta lunaris*, durante a cópula independente do estágio de muda da fêmea, depois do abraço pré-copulatório o casal realiza alguns movimentos, nos quais a fêmea circunda o abdome do macho com o seu abdome, para facilitar a inserção dos gonópodos nos orifícios genitais. Nessas espécies, o macho auxilia a fêmea durante a muda, puxando o antigo exosqueleto (PINHEIRO & FRANZOZO, 1999; ELNER *et al.*, 1985; BERRIL & ARSENAULT, 1982; HADDON, 1994; PEREZ & BELLWOOD, 1989, respectivamente).

Nas espécies semi-terrestres, como *Chasmagnathus granulata*, durante a cópula, o macho assume uma postura de supino, agarrando com os quelípodos a base dos pedúnculos oculares da fêmea e com seus pereiópodos, os pereiópodos da fêmea (GRECO & RODRÍGUEZ, 1999). No caranguejo *Grapsus grapsus* durante a cópula o macho se coloca por baixo da fêmea, dispondo seus quelípodos acima dos olhos da fêmea, entrelaçando os pereiópodos com os da fêmea (ROMERO, 2003).

Em braquiúros a cópula pode ocorrer com fêmeas em estágio de pré-muda ou inter-muda (HARTNOLL, 1969). Os machos utilizam os gonópodos (modificações do primeiro e segundo par de pleópodos) para transferir massas espermatofóricas para as fêmeas, que as armazenam dentro de receptáculos seminais ou spermatecas (BAUER, 1986).

Nas espécies aquáticas, a etapa copulatória pode variar de 1-2 minutos em *Thalamita sima*, aproximadamente 2 dias em *Carcinus maenas*, até 17 horas em média

INTRODUÇÃO

em *Arenaetus cribarius* (NORMAN, 1996; BERRIL & ARSENAULT, 1982; PINHEIRO & FRANSOZO, 1999, respectivamente). Nas espécies semi-terrestres, a etapa copulatória pode durar aproximadamente 3 minutos como em *Grapsus grapsus*. Em espécies de braquiúros mais derivados (Eubrachyura), que possuem receptáculos seminais, a fertilização é interna, pois há conexão entre essa estrutura e o ovário, sendo a fertilização externa nas espécies mais primitivas, (*sensu* Guinot) como os Dromiacea, Homoloidea, Tymoloidea e Raninoidea, que possuem o *thelycum*, estruturas sem conexão com o ovário (DIESEL, 1991).

Em espécies de lagostins, como *Cherax quadricarinatus* (von Martens) a fase copulatória reflete cooperação entre machos e fêmeas. O macho se coloca por baixo da fêmea, em postura de supino, durante a qual provavelmente ocorre a transferência das células masculinas. A fêmea finaliza a cópula, separando-se do macho com movimentos de batida do abdome (BARKI & KARPLUS, 1999). Essa mesma postura foi observada para *Cambaroides japonicus* (de Haan), na qual os machos não utilizam os quelípodos para agarrar a fêmea. Tanto a posição do macho em relação à fêmea quanto a não utilização dos quelípodos durante a cópula são raras entre os lagostins de água doce (KAWAI & SAITO, 2001).

Nos lagostins de água doce *Orconectes nais* (Faxon), *O. inermis inermis* Cope, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) e *Pacifastacus trowbridgii* (Stimpson), durante a cópula, o macho se coloca por baixo da fêmea, agarrando seus os quelípodos e demais pereiópodos, criando um espaço entre o seu corpo e o da fêmea, para inserir os gonópodos que são auxiliados pelo quinto par de pereiópodos. (PIPPITT, 1977; BECHLER, 1981; INGLE & THOMAS, 1974; MASON, 1970).

Segundo a literatura, em algumas espécies, os machos depositam espermatóforos ou massas espermatóforicas diretamente na superfície ventral da fêmea, próximo aos

INTRODUÇÃO

poros genitais, mas em outras espécies como *Pacifastacus trowbridgii* e *Austropotamobius pallipes*, essas estruturas são depositadas no *thelycum* que está conectado ao receptáculo seminal que na família Cambaridae é chamado *annulus ventralis* (BAUER, 1986). A transferência das células masculinas pode ocorrer através de gonópodos, como em *Orconectes inermi inermis*, *Pacifastacus trowbridgii* e *Austropotamobius pallipes* embora em algumas espécies essas estruturas estejam ausentes, como em *Cherax quadricarinatus* (MASON, 1970; INGLE & THOMAS, 1974; BECHLER, 1981; BAUER, 1986; BARKI & KARPLUS, 1999).

A cópula pode durar em média 112 segundos em *Cherax quadricarinatus*, 12 à 15 minutos *Austropotamobius pallipes*, 20 minutos em *Pacifastacus trowbridgii*, 32 minutos em *Orconectes nais* e pode variar de 30 minutos até 1 hora e 30 minutos em *Procambarus clarkii* (Girard) (BARKI & KARPLUS, 1999; INGLE & THOMAS, 1974; MASON, 1970; PIPPITT, 1977; AMEYAW-AKUMFI, 1981, respectivamente). A fertilização pode ser externa, nas espécies que depositam espermátóforos na superfície ventral da fêmea e interna nas espécies que possuem receptáculos seminais.

Nas espécies de ermitões, como *Clibanarius vittatus*, *C. virescens*, *Diogenes avarus* e *Pagurus filholi* em geral, durante a cópula os animais emergem, parcialmente da concha, sendo que macho e fêmea agarram-se com os pereiópodos dispendo-se ventralmente de forma oposta (HAZLETT, 1996 a; HAZLETT, 1996 b; HESS & BAUER, 2002).

Em muitas espécies da família Diogenidae, os primeiros e segundos pares de apêndices abdominais são modificados em gonópodos para a transferência espermática. Entretanto, algumas espécies semi-terrestres da família Coenobitidae, como *Micropagurus acantholepis* (Stimpson), os machos possuem estruturas especializadas denominados tubos sexuais, para a transferência espermática (TUDGE & LEMAITRE,

INTRODUÇÃO

2004). Outras espécies, como *Clibanarius vittatus*, os machos não possuem nenhuma dessas estruturas e a transferência ocorre diretamente do poro genital. As células masculinas são transferidas através de espermátóforos pré-formados, que são depositados externamente, nos esternitos torácicos da fêmea (HESS & BAUER, 2002).

As fêmeas podem copular em estágio de intermuda, como em *Clibanarius vittatus* e *Birgus latro* Linnaeus, ou em estágio de pré-muda, como em *Clibanarius virescens* e *Paralithodes brevipes*. A duração da cópula pode variar de poucos segundos em *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Clibanarius virescens*, *Diogenes avarus* à 2 minutos em *Birgus latro* (HELFMAN, 1977; HAZLETT, 1996 b; HESS & BAUER, 2002). Pesquisas sugerem que a fertilização seja externa em todas as espécies de ermitões (TUDGE & LEMAITRE, 2004).

FASE PÓS-COPULATÓRIA

O comportamento pós-copulatório em crustáceos decápodos caracteriza-se pelo conjunto de atos comportamentais exibidos por machos e fêmeas imediatamente após a cópula. Dentre esses atos o abraço pós-copulatório, talvez seja o mais importante, caracterizando-se pelo abraço da fêmea pelo macho, sendo muito semelhante ao abraço pré-copulatório. Além disso, o abraço pós-copulatório consiste em uma estratégia em que ambos sexos podem ser beneficiados, os machos assegurando a paternidade da prole, impedindo que outros machos se aproximem da fêmea para copular, e a fêmea, por sua vez, sendo protegida de eventuais predadores.

Nos camarões não existem muitos registros de comportamentos pós-copulatórios. Em *Heptacarpus pictus*, as fêmeas, imediatamente depois da cópula, começam a limpar os esternitos torácicos posteriores, as bases dos pereiópodos e, principalmente os esternitos abdominais e os pleópodos. A quebra e a disseminação do

INTRODUÇÃO

espermatóforo na área, onde foi depositado é consequência desse comportamento de limpeza. A exteriorização dos ovos é marcada por um pronunciado movimento dos pereiópodos e a fêmea expande e abaixa o seu abdome, assumindo uma postura arqueada (BAUER, 1976).

Na maior parte das espécies de braquiúros, os machos deixam as fêmeas tão logo ocorra a cópula, mas em outras espécies, o macho continua a cuidar da fêmea ou carregá-la por períodos que podem se estender por dias (HARTNOLL, 1969). Em *Arenaeus cribarius* o abraço pós-copulatório é idêntico ao abraço pré-copulatório, diferindo, no entanto, pela fêmea encontrar-se em estágio de inter-muda (PINHEIRO & FRANSOZO, 1999). Em *Matuta lunaris*, depois da cópula, a fêmea mantém a região esternal contra o substrato, enquanto o macho a cerca com a seu quelípodo (PEREZ & BELLWOOD, 1989).

Nos lagostins a fase pós-copulatória pode refletir uma relação de dominante e subordinado entre machos e fêmeas, respectivamente, como em *Cherax quadricarinatus*. Nessa espécie, o macho ergue seu corpo no substrato com o auxílio dos quelípodos, tocando a fêmea com as antenas, e essa, por sua vez, mantém-se em uma posição mais baixa e não frontal, evitando o macho (BARKI & KARPLUS, 1999). Em *Orconectes inermis inermis* e *Pacifastacus trowbridgii* depois da cópula os animais exibem comportamentos de limpeza (MASON, 1970; BECHLER, 1981). Durante esse período, a aproximação de um outro macho provoca um aumento da agressividade do macho que copulou com a fêmea, atacando o “intruso”, enquanto a fêmea continua a limpar-se. Em outras espécies, como *Austropotamobius pallipes*, após a cópula, os machos afastam-se e as fêmeas exibem movimentos complexos, para liberarem os ovos (INGLE & THOMAS, 1974).

INTRODUÇÃO

No anomuro *Paralithodes brevipes*, a fase pós-copulatória é caracterizada pela proteção do macho em relação à fêmea através da guarda pós-copulatória. Em ermitões o comportamento pós-copulatório também foi observado. Em *Pagurus filholhi* durante a guarda pós-copulatória o macho agarra a concha da fêmea pôr trás com os quelípodos (MINOUCHI & GOSHIMA, 1998). Em *Diogenes avarus*, depois da cópula, o macho continuou a agarrar a concha da fêmea com o quelípodo por um período de 10-15 minutos (HAZLETT, 1996 b) e na espécie *Clibanarius vittatus* o macho guardou a fêmea pelo mesmo período (HAZLETT, 1996 a).

EGLÍDEOS

Os eglídeos são os únicos anomuros de água doce, ocorrendo embaixo de pedras e de folhas depositadas no leito de lagos, arroios, rios de correnteza e rios de cavernas no Brasil, Uruguai, Argentina, Paraguai, Bolívia e Chile desde a profundidade de 320 metros, em lagos chilenos, até cerca de 4500 metros de altitude no noroeste Argentino. A família Aeglidae é composta por um único gênero vivo, *Aegla* Leach, 1820, com 63 espécies e sub-espécies descritas (BOND-BUCKUP & BUCKUP, 1994), distribuídas na região neotropical, tendo como limite norte a bacia hidrográfica do Rio Grande, limitando os Estados de São Paulo e Minas Gerais, Brasil (20°18'47''S-47°16'37''W), e ao sul ocorre até a Ilha de Madre de Dios, Província de Última Esperanza, Chile (50°01'10''S-75°18'45''W) (BOND-BUCKUP, 2003).

Ao longo de vários anos de pesquisa, foram estudados inúmeros aspectos da história natural dos eglídeos (BUCKUP & ROSSI, 1979; BOND-BUCKUP & BUCKUP, 1994; BOND-BUCKUP *et al.*, 1996; BUENO & BOND-BUCKUP, 1996; BOND-BUCKUP *et al.*, 1999; BOND-BUCKUP & BUCKUP, 2000; BUENO & BOND-BUCKUP, 2000; LIZARDO-DAUDT *et al.*, 2000; NORO & BUCKUP, 2002; PÉREZ-LOUZADA *et al.*, 2002 a, b ; CASTRO & BOND-

INTRODUÇÃO

BUCKUP, 2003; LIZARDO-DAUDT & BOND-BUCKUP, 2003; NORO & BUCKUP, 2003; OLIVEIRA *et al.*, 2003; LÓPEZ GRECO *et al.*, 2004; PÉREZ-LOUZADA *et al.*, 2004). Todavia o comportamento dos animais é um tema ainda não explorado e, especialmente, por constituir uma grande lacuna do conhecimento sobre o grupo. A espécie escolhida para o estudo é *Aegla platensis*, que ocorre nas proximidades de Porto Alegre e sobre a qual já se conhecem alguns aspectos sobre a sua biologia reprodutiva. BUENO & BOND-BUCKUP (2000), estudando a mesma espécie, observaram que o período reprodutivo estende-se por todo o ano, sendo o maior número de fêmeas ovígeras coletado no mês de julho. Dessa forma, esse estudo justifica-se pelo ineditismo das informações levantadas sobre o comportamento da espécie, especificamente do comportamento reprodutivo, acrescentando novos dados sobre a biologia reprodutiva dos anomuros.

OBJETIVOS

OBJETIVO GERAL

Conhecer o comportamento reprodutivo de *Aegla platensis* em condições de cultivo

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Identificar e descrever as fases do comportamento reprodutivo da espécie;
2. Verificar a influência da maturidade fisiológica gonadal feminina e das atividades dos animais, através de testes de pareamento, no comportamento reprodutivo da espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

Ao longo de três meses foi realizado um projeto piloto, para avaliar não só as condições de cultivo, nas quais os animais seriam mantidos, assim como testar metodologias referentes à observação dos animais.

A partir das observações preliminares fez-se a opção pelo método de observação *ad libitum* ou método de todas as ocorrências (ALTMAN, 1974), indicado para trabalhos iniciais sobre comportamento, no qual repertórios comportamentais devem ser elaborados. Além disso, ao longo do projeto piloto, em seis aquários de 9 litros montou-se um experimento para avaliar se havia um horário preferencial de atividade dos animais ao longo da “noite” no cultivo. A partir dessas observações preliminares optou-se por observar todos os aquários ao mesmo tempo, pois nem todos os animais apresentavam alguma atividade, ou seja, permaneciam escondidos debaixo do substrato ou dentro de abrigos. Dessa forma, informações não estariam sendo perdidas, diferentemente do que ocorreria se, por exemplo, fossem realizados sorteios dos aquários.

A água, utilizada para o cultivo dos animais, foi coletada de um poço artesiano próximo ao local de coleta, no município de Taquara, RS e analisada no Laboratório de Análises, do Departamento de Solos, da Faculdade de Agronomia, da UFRGS (Apêndice I). Devido a sua dureza elevada, fez-se necessário utilizar uma mistura (1:1) dessa água de poço com água destilada, para o cultivo dos animais.

A iluminação que foi utilizada para a observação dos animais também foi testada, optando-se pela lâmpada vermelha por ser amplamente utilizada em trabalhos de observação noturna em crustáceos (TURRA E DENADAI, 2003)

O alimento disponibilizado aos animais continha elevados índices protéicos e, baseado nesse parâmetro, foi utilizada ração para gato Whiskas (Apêndice II).

MATERIAL E MÉTODOS

Condições de cultivo

Os animais foram coletados no Arroio do Mineiro, na bacia hidrográfica do rio Gravataí, no município de Taquara, localidade da Fazenda Fialho, RS (29° 46 S - 50° 53 W). Em laboratório, inicialmente 40 animais foram mantidos durante três meses, para a aclimatação. Para tanto foi utilizado um aquário (270 litros), devidamente aerado com compressores de ar duplos Friska betta sper II e utilizado como reservatório de animais. A filtração da água do aquário foi realizada com o sistema biológico e uma bomba náutica Supreme mag drive 500 GPH foi instalada para criar uma pequena correnteza, simulando uma situação semelhante a do ambiente natural dos animais. O fotoperíodo da sala foi parcialmente invertido (12h:12h luz-escuro), através da utilização de um timer Hama 47656 CE acoplado ao interruptor elétrico da sala. As 11:00 o timer desligava as luzes no cultivo, que eram ligadas novamente às 23:00. Com o propósito de manter a temperatura da água entre 16° C e 19°C, foi instalado na sala de cultivo um aparelho de ar-condicionado Consul split 6th sense.

No laboratório, os experimentos foram montados em aquários com capacidade de nove litros, utilizando como substrato, areia fina, grossa e cascalhos trazidos do arroio. Abaixo desse substrato foi montado o sistema de filtração biológica e a aeração dos aquários foi realizada com ar comprimido produzido em compressor Schulz profissional 10 pes/min, 200L, 2 hp, instalado junto ao prédio do Departamento de Zoologia, da UFRGS. O ar comprimido foi levado aos aquários através de um sistema de vasos comunicantes e mangueiras de silicone. Acima de cada aquário foram instaladas lâmpadas fluorescentes vermelhas de 120V/40W, para facilitar a visualização dos animais durante as observações. Através de um outro timer Hama 47656 CE, as lâmpadas vermelhas ligavam 30 minutos antes “anoitecer” (10:30) e desligavam 30 minutos depois de “amanhecer” (21:30). Os animais foram alimentados com ração para

MATERIAL E MÉTODOS

gato Whiskas a cada dois dias e o excesso de ração foi sifonado diariamente, para evitar o acúmulo de matéria orgânica no substrato do aquário.

Experimentos

No total foram montados três experimentos (experimento 1, 2 e 3), nos quais foram colocados casais, trincas (um macho e duas fêmeas) e quartetos (um macho e três fêmeas), respectivamente. No experimento 1, trinta casais foram observados ao longo de 82 dias (190 h). No experimento 2, as onze trincas foram observadas por 73 dias (175 h). No experimento 3, dezessete quartetos foram observados ao longo de 63 dias (146 h), Nos três experimentos a média de observação por aquário foi 2,3 horas.

No experimento 1, os machos foram marcados no lado direito da carapaça e fêmeas do lado esquerdo. No experimento 2, foram feitas variações dessa marcação, sendo a fêmea 1 marcada no lado superior esquerdo do cefalotórax e a fêmea 2 no lado inferior esquerdo do cefalotórax. O macho foi marcado do lado direito do cefalotórax. No experimento 3, a fêmea 1 foi marcada no lado superior esquerdo do cefalotórax, a fêmea 2 foi marcada do lado inferior esquerdo do cefalotórax e a fêmea 3 foi marcada no centro do cefalotórax. Todos os animais utilizados nos experimentos foram marcados com tinta corretora Helios Carbex (não tóxica) e medidos pelo comprimento do cefalotórax – CC, com paquímetro digital Moore & Wright, precisão 0.1 mm, assim que foram colocados nos aquários.

A fim de avaliar a maturidade fisiológica das gônadas das fêmeas adaptou-se de SOKOLOWICZ *et al.* (em preparação) um critério para a avaliação fisiológica das gônadas. Segundo esse critério as gônadas foram classificadas de acordo com a sua coloração com os seguintes códigos: 1-branca, 2-amarela, 3-laranja, 4-vermelha. Devido à dificuldade de diferenciar as três primeiras categorias através da inspeção visual pela

MATERIAL E MÉTODOS

transparência do abdome, foi definido que as gônadas 1-2-3 seriam consideradas imaturas (Fig. 1) e a gônada 4 seria considerada madura (Fig. 2). A maturidade de cada fêmea foi registrada. Quando as fêmeas ficaram ovadas, seus ovos foram contados e a fêmea devolvida ao reservatório, com reposição de outra fêmea repostada no experimento.

Os animais foram observados por um período de seis meses (janeiro/2004-junho/2004), através do método *ad libitum* ou método de todas as ocorrências (ALTMANN, 1974). Considerando-se a atividade diferenciada dos animais nos aquários, as observações foram realizadas aleatoriamente. Os eventos foram registrados em protocolos de observação diária (Apêndice III) e, para o registro de comportamentos reprodutivos, foi utilizada uma câmera filmadora Sony handycam vision modelo ccd-trv37.

A inatividade e as atividades de rotina (AR) dos animais foram caracterizadas da seguinte forma:

* animais inativos ou sem atividades de rotina foram aqueles que estavam sob o substrato, sobre o substrato (letargia) ou dentro de abrigos (tijolos, conchas), sem movimentos aparentes.

* animais com atividades de rotina: aqueles que exibiram atos comportamentais de alimentação e / ou limpeza, sem ou com deslocamento.

O ato de cavar dentro do abrigo, exibido pelos machos, também foi considerado uma atividade de rotina. Na avaliação da influência da atividade sobre o comportamento reprodutivo, todo e qualquer comportamento reprodutivo foi considerado em uma única categoria como comportamento reprodutivo (CR).

Para avaliar a influência na maturidade fisiológica das fêmeas no comportamento pré-copulatório, esse foi dividido baseando-se no repertório de atos comportamentais, em dois grandes atos: o primeiro momento foi caracterizado pela

MATERIAL E MÉTODOS

exibição do ato de AGARRAR, e o segundo momento caracterizado pelos atos de TATEAR, CONTRAIR O ABDOME, DANÇAR OU BATER O ABDOME. Em virtude de serem partes componentes da corte, quando fosse observado pelo menos um desses atos, seria considerado como corte. Dessa forma, foi considerado que o ato de agarrar seria um tipo de interação e o cortejar outro tipo de interação.

Análise de dados quantitativos

Os dados referentes à inatividade, AR e CR, agarrar e cortejar foram compilados a partir de 905 protocolos de observações diárias nos experimentos 1, 2 e 3, considerando-se cada horário de observação como unidade (Apêndice III). Os totais observados nos protocolos foram plotados em tabelas de frequências (Apêndice IV), estabelecendo-se proporções para cada situação, que foram analisadas estatisticamente.

Os experimentos 1, 2 e 3 foram analisados aplicando-se dois testes G (ZAR, 1999), um para proporção de atividades observadas e outro para tipo de comportamento pré-copulatório (agarrar ou cortejar). Ambos testes incluíram três fatores, ou seja, a variável de interesse (atividade ou tipo de comportamento pré-copulatório), o sexo/estado de maturidade das gônadas e o número de fêmeas presentes. Para avaliar quais aspectos das atividades dos animais diferiam significativamente para cada experimento foram utilizados pós-testes de Comparações Múltiplas do tipo Tukey (ZAR, 1999).

Ainda em relação a influência da maturidade fisiológica sobre o comportamento pré-copulatório, a partir de uma tabela de contingência, foi aplicado o teste de qui-quadrado, com a utilização de um pós-teste de Tendência Linear conforme proposto por Armitage (ZAR, 1999), para testar a existência de uma relação direta entre a proporção dos atos de agarrar e cortejar com a presença de uma, duas ou três fêmeas.

MATERIAL E MÉTODOS



Figura 1. Vista ventral do abdome com a gônada fisiologicamente imatura de uma fêmea de *Aegla platensis*. (Barra: 5 mm)

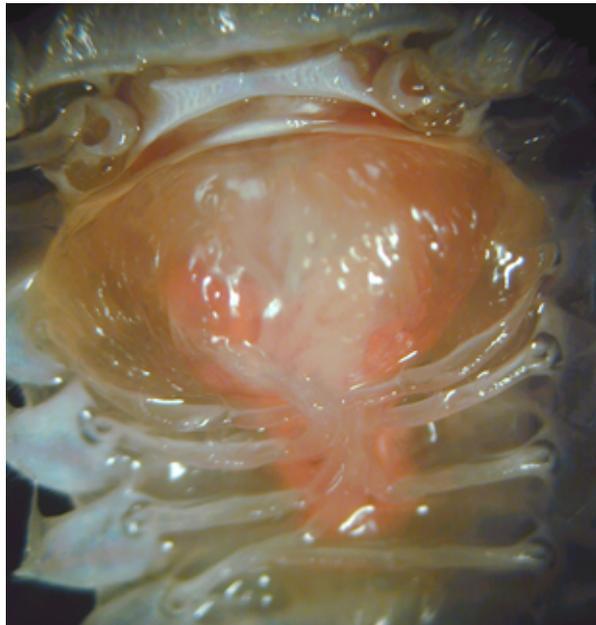


Figura 2. Vista ventral do abdome com a gônada fisiologicamente madura de uma fêmea de *Aegla platensis*. (Barra: 5 mm)

RESULTADOS

Atividade de *Aegla platensis* em condições de cultivo e a sua influência no comportamento reprodutivo.

A partir das observações durante o projeto piloto foi elaborado um repertório dos atos comportamentais exibidos por machos e fêmeas durante a inatividade e as atividades de rotina (tabela I).

Inatividade

Os animais considerados inativos ou sem atividades de rotina foram aqueles que estiveram escondidos sob o substrato ou dentro de abrigos, sem partes do corpo visíveis e aqueles que estavam em estado de letargia. Para se esconder, os machos e as fêmeas utilizaram tanto os pereiópodos quanto o corpo para cavar e se enterrar ou simplesmente adentraram em um abrigo. Os abrigos consistiam de pedaços de tijolos ou conchas de moluscos. Os animais, assim que foram colocados nos aquários, invariavelmente procuraram por um abrigo para se proteger. Durante o estado de letargia, tanto machos quanto fêmeas estavam sobre o substrato, sem nenhum deslocamento, com esporádicos movimentos das antenas e antênulas, principalmente quando havia aproximação de outro animal ou quando o alimento era colocado no aquário.

Atividades de rotina

As atividades de rotina foram compostas pelo ato de alimentação e de limpeza, com ou sem deslocamento, além dos movimentos realizados somente pelos machos para cavar dentro do abrigo. O ato de alimentação caracterizou-se pela apreensão do alimento com os quelípodos por parte de machos e fêmeas, que conduziram as pequenas porções até as peças bucais (maxilípodos, maxilas, maxílulas e mandíbulas). Os

RESULTADOS

animais, através de intensos movimentos das mesmas, cortaram e ingeriam pequenas porções de alimento. Além disso, durante a manipulação e ingestão do alimento, regurgitavam pequenos pedaços.

Durante o ato de limpeza do corpo, os animais exibiram movimentos do quinto par de pereiópodos junto às cavidades branquiais, sobre a carapaça e abdome. Além disso, as fêmeas exibiram movimentos do apêndice dentro do abdome junto aos pleópodos quando não ovadas e junto aos ovos quando ovadas. Tanto machos quanto fêmeas mostraram movimentos dos maxilípodos ao longo das antenas, para limpá-las. Alguns machos quando encontravam um abrigo realizavam movimentos com os urópodos, o telso e o abdome junto às pedras na entrada de um abrigo para criar um espaço maior e facilitar a sua acomodação e possivelmente a acomodação de uma fêmea. Em alguns desses abrigos cavados foram observados machos e fêmeas dentro de um mesmo abrigo.

Análise global dos experimentos 1, 2 e 3

Os dados obtidos revelaram que os três fatores (atividade, sexo/estado de maturidade das gônadas e número de fêmeas) mostraram-se não independentes ($G=1289,65$; $gl=20$; $p \ll 0,01$), ou seja, as atividades dos animais foram dependentes do sexo e da maturidade das fêmeas, além do número de fêmeas presentes. Os valores de G independência de cada fator, atividade, sexo/estado de maturidade das gônadas e número de fêmeas presentes foram respectivamente $G=1249,25$ ($gl=16$; $p \ll 0,01$), $G=460,11$ ($gl=16$; $p \ll 0,01$) e $G=1127,604983$ ($gl=16$; $p \ll 0,01$).

RESULTADOS

Os dados obtidos dos pós-testes de comparações múltiplas do tipo Tukey, mostraram os seguintes resultados:

Experimento 1 (casais)

No experimento 1, os machos e as fêmeas imaturas foram significativamente mais inativos do que as fêmeas maduras (Fig. 3). De forma geral, as fêmeas foram mais ativas do que os machos, sem diferença significativa entre as fêmeas imaturas e maduras. Em relação aos CR, machos e fêmeas maduras investiram significativamente mais em CR que as fêmeas imaturas, ou seja, machos exibiram significativamente mais comportamentos reprodutivos em relação às fêmeas maduras do que imaturas (Fig. 3).

Experimento 2 (1 macho e 2 fêmeas)

No experimento 2, os machos e as fêmeas imaturas foram significativamente mais inativos do que as fêmeas maduras (Fig. 4). De forma geral, as fêmeas mais ativas do que os machos, mas diferentemente do experimento 1, as fêmeas maduras foram significativamente mais ativas do que as imaturas. Em relação aos CR, machos e fêmeas maduras investiram significativamente mais em CR do que as fêmeas imaturas, ou seja, machos exibiram significativamente mais comportamentos reprodutivos em relação às fêmeas maduras do que imaturas (Fig. 4).

Experimento 3 (1 macho e 3 fêmeas)

No experimento 3, diferentemente dos outros dois experimentos, as fêmeas foram significativamente mais inativas do que os machos (Fig. 5). Em relação às AR, os machos foram significativamente mais ativos do que as fêmeas imaturas e as fêmeas maduras não exibiram diferença significativa tanto em relação aos machos quanto às

RESULTADOS

fêmeas imaturas. Em relação aos CR, os machos investiram significativamente mais em CR do que as fêmeas, não existindo diferença significativa entre fêmeas imaturas e maduras, ou seja, os machos exibiram igualmente comportamentos reprodutivos em relação às fêmeas imaturas e maduras (Fig. 5).

RESULTADOS

Tabela I. Repertório de atos comportamentais exibidos por machos e fêmeas de *Aegla platensis* durante a inatividade e as atividades de rotina (AR) em condições de cultivo.

INATIVIDADE

Esconder-se sob o substrato

O macho ou a fêmea puxando pedras com os pereiópodos ou empurrando-as com o corpo, enterrando-se debaixo do substrato, até que nenhuma parte do corpo esteja visível.

Esconder-se em abrigos

O macho ou a fêmea depois de entrar em uma concha ou dentro de um pedaço de tijolo, permanece sem nenhuma parte do corpo visível.

Letargia

O macho ou a fêmea sobre o substrato ou parcialmente dentro de um abrigo, somente com movimentos das antenas e/ou antênulas, sem movimentos aparentes do cefalotórax ou do abdome.

ATIVIDADES DE ROTINA

Alimentar-se

O macho ou a fêmea sem deslocamento ou com deslocamento, apreendendo o alimento com os quelípodos, conduzindo-o até os maxilípodos, maxilas, maxílulas e mandíbulas, manipulando-o e efetuando a sua ingestão.

Limpar-se

O macho ou a fêmea sem deslocamento ou com deslocamento, realizando constantes movimentos com o quinto par de pereiópodo sobre a carapaça, cavidades branquiais, abdome e pleópodos, além de movimentos dos maxilípodos, que juntos, seguram uma das antenas na base e com um só movimento, deslocavam-se na direção do ápice da antena.

Cavar dentro do abrigo

O macho dentro de um abrigo, erguendo-se no substrato na ponta dos pereiópodos, batendo fortemente os urópodos, telso e abdome contra os esternitos torácicos, criando uma forte corrente de água junto ao substrato, retirando o excesso de pedras de dentro do mesmo, aumentando o espaço dentro do abrigo.

RESULTADOS

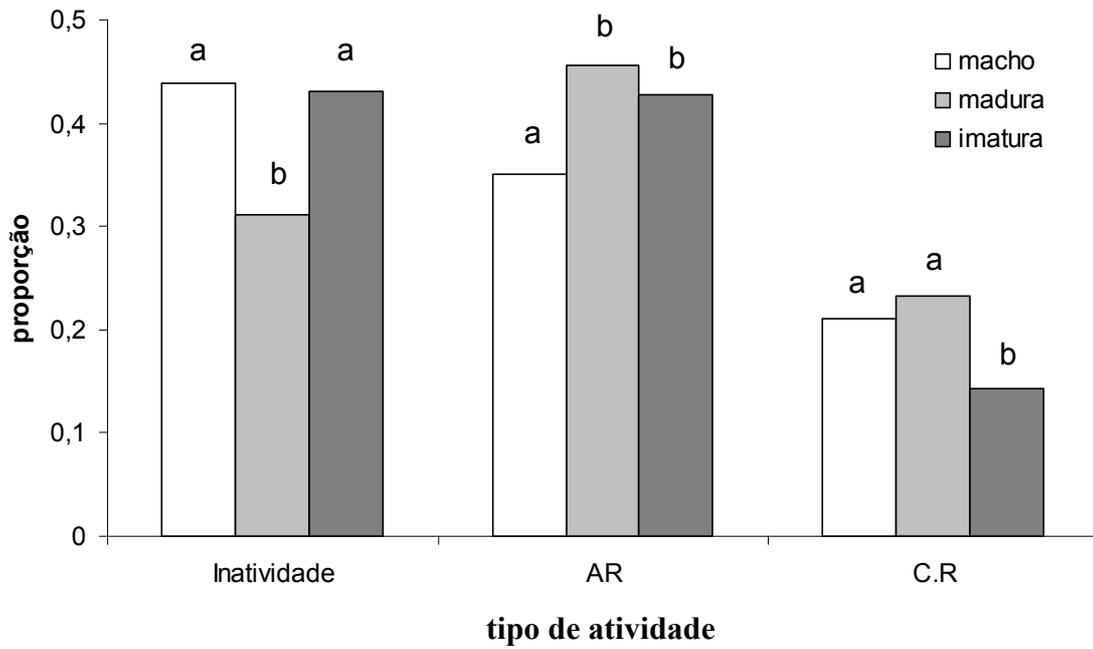


Figura 3. Comparação entre a proporção de observações de inatividade, AR e CR, de machos e fêmeas imaturas e maduras de *Aegla platensis* em condições de cultivo no experimento 1 (proporções seguidas por letras diferentes, diferem significativamente para $\alpha=0,05$).

RESULTADOS

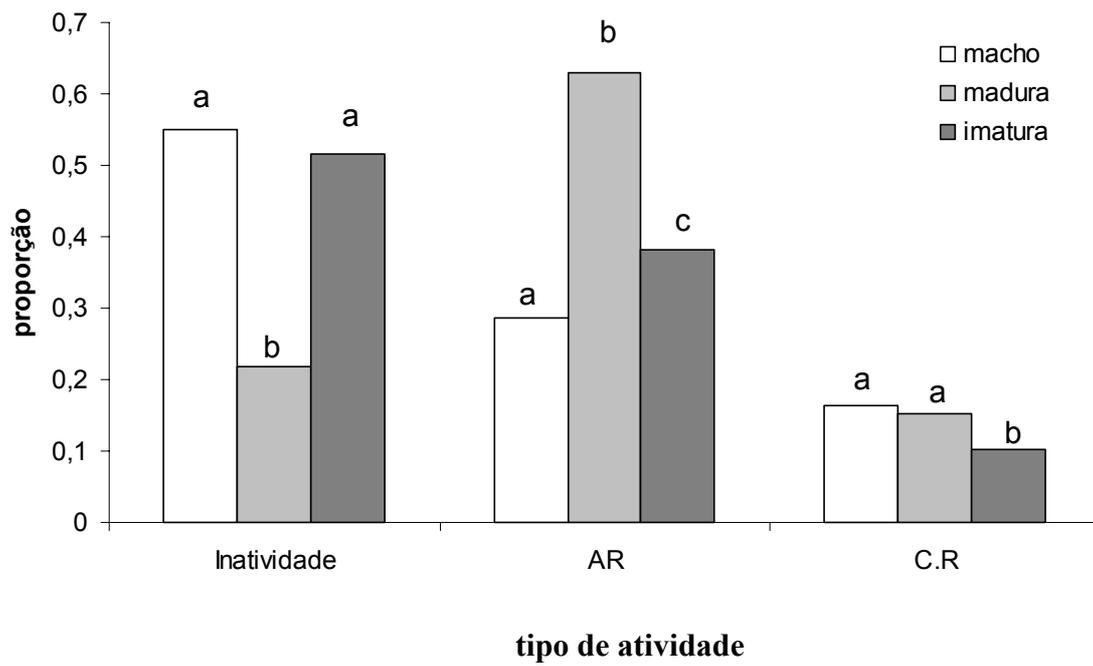


Figura 4. Comparação entre a proporção de observações de inatividade, AR e CR de machos e fêmeas imaturas e maduras de *Aegla platensis* em condições de cultivo no experimento 2 (proporções seguidas por letras diferentes, diferem significativamente para $\alpha=0,05$).

RESULTADOS

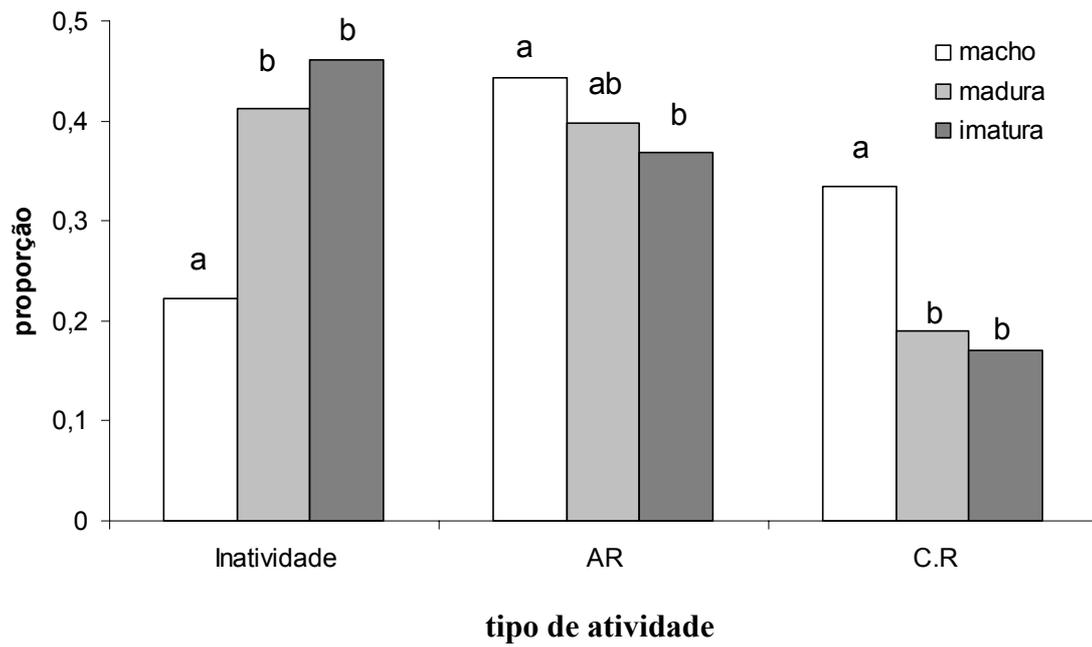


Figura 5. Comparação entre a proporção de observações de inatividade, AR e CR de machos e fêmeas imaturas e maduras de *Aegla platensis* em condições de cultivo no experimento 3 (proporções seguidas por letras diferentes, diferem significativamente para $\alpha=0,05$).

RESULTADOS

O comportamento reprodutivo de *Aegla platensis* em condições de cultivo

Experimentos

Os atos comportamentais exibidos durante o comportamento reprodutivo de treze casais (tabela II) foram utilizados, para definir e descrever o comportamento reprodutivo da espécie ao longo das três grandes fases: fase pré-copulatória, fase copulatória e fase pós-copulatória.

Fase pré-copulatória

Na fase pré-copulatória, foram registrados os seguintes atos comportamentais: o ato de agarrar, exibido pelos machos, no qual tentava agarrar as fêmeas com os seus quelípodos, que, por sua vez, não aceitavam a investida do macho, afastando-se. O ato de evitar foi caracterizado pelo afastamento da fêmea através de uma rápida caminhada na direção oposta ao macho ou através do batimento dos urópodos, telso e abdome, impulsionando-se na direção oposta. Além disso, foi observado que as fêmeas que não aceitavam a presença dos machos, agrediram os mesmos com golpes dos quelípodos.

Por outro lado, algumas fêmeas permitiam a aproximação dos machos, assumindo uma postura de submissão, na qual dispuseram-se junto ao substrato e, a partir desse momento, os machos tomaram a frente de todas as ações. Nesse momento, os machos tatearam o cefalotórax das fêmeas com os pereiópodos e antenas e, em algumas ocasiões, até subiram em sua carapaça. O tatear não foi um ato totalmente contínuo, no qual os machos não se afastavam da fêmea. Em alguns momentos os machos se afastavam, locomovendo-se pelo entorno, voltando a se aproximar e tatear novamente. Além disso, os machos, quando tateando o cefalotórax das fêmeas, exibiam

RESULTADOS

vibrações do abdome, nas quais realizavam rápidas tremidas do abdome em cima do seu cefalotórax das fêmeas, que ainda estava em postura de submissão.

Os machos, quando muito próximos às fêmeas, exibiam um tipo de dança, erguendo-se no substrato, permanecendo na ponta dos pereiópodos. Nessa postura, seguiram-se rápidos e sucessivos movimentos de um lado para outro, finalizando com um intenso batimento, nos quais o macho realizava movimentos rápidos e sucessivos do abdome, urópodos e telso contra os esternitos torácicos, de cima para baixo e de baixo para cima, na direção à fêmea, que ainda estava submissa. As fêmeas em resposta ao tatear, à dança ou às vibrações do abdome exibiam sucessivas contrações do cefalotórax, como se estivessem recebendo pequenas cargas elétricas.

Ao longo do experimento alguns machos foram isolados de fêmeas maduras e, quando recolocados, suprimiam o tatear, a dança, o batimento e as vibrações do abdome e imediatamente realizavam o contato inicial, o posicionamento da fêmea e entravam em imobilidade com a fêmea.

Os experimentos 2 e 3 tiveram como objetivo a observação do comportamento dos machos na presença de duas e três fêmeas maduras em um mesmo aquário, ao mesmo tempo. No experimento 2, os machos tiveram a oportunidade de estar com duas fêmeas maduras no em 119 oportunidades e no experimento 3, com duas ou três fêmeas maduras em 93 oportunidades. Todavia, em somente uma dessas ocasiões no experimento 2, o macho copulou com duas fêmeas em um período de sete dias. Apesar de cópulas não terem sido observadas, no dia de inspeção das fêmeas, ambas estavam ovadas, evidenciando que haviam sido fecundadas no mesmo intervalo de tempo.

RESULTADOS

Fase copulatória

A fase copulatória iniciou-se quando os animais caminhavam na mesma direção, até permanecerem frente a frente e realizarem o contato inicial, no qual machos e fêmeas tocam-se, principalmente com as antenas. Os machos, então posicionavam as fêmeas sobre o seu corpo, em posição de supino, envolvendo as suas antenas com os seus quelípodos e o seu corpo com os demais pereiópodos. Além disso, os machos abriam levemente o abdome, flexionando-o para baixo e as fêmeas, da mesma forma, abriam levemente o abdome, flexionando-o na direção do abdome dos machos (Fig. 6). Durante as observações um macho sem os dois quelípodos conseguiu posicionar a fêmea, assim como dois machos com somente um quelípodo.

Durante o ato de imobilidade do casal, foi observado que as fêmeas exteriorizavam os oócitos através do poro genital, localizado na base do terceiro par de pereiópodos, sendo deslocados para dentro do abdome. Os oócitos foram exteriorizados com secreção oriunda dos ovidutos, depositados dentro do abdome. Observou-se um casal imóvel por doze vezes e a fêmea não exteriorizou os oócitos e em outro casal, no qual o macho não possuía os dois quelípodos, a fêmea também não exteriorizou os oócitos.

As fêmeas finalizavam a imobilidade tocando as peças bucais dos machos, que, por sua vez, relaxavam os pereiópodos e liberavam as fêmeas. A partir da observação de quatro casais, estimou-se a duração da fase copulatória em $158 \pm 60,02$ s. Em uma das fêmeas foi observada, entre massa de oócitos dentro do abdome, uma estrutura de cor branca com aproximadamente 0,90 mm de diâmetro (Fig. 7). Quando manipulada a estrutura rapidamente se rompeu, extravasando o seu conteúdo em meio aos oócitos. Essa estrutura provavelmente se trata de das células masculinas envoltas por uma

RESULTADOS

matriz, depositadas pelo macho durante a imobilidade. Todavia a transferência dessa estrutura não foi observada.

Fase pós-copulatória

A fase pós-copulatória iniciou-se quando as fêmeas foram liberadas. Após a liberação, os machos permaneciam próximos para cuidar das fêmeas. Durante o cuidado, o macho evitava afastar-se da fêmea e, em alguns momentos, subia em cima da sua carapaça, tocando-a com antenas e quelípodos, exibindo um ato semelhante ao tatear. Sob o cuidado dos machos, as fêmeas fechavam o abdome, mantendo os oócitos em seu interior, para que ocorresse a fertilização e a fixação dos ovos aos pleópodos. Após a fixação dos ovos aos pleópodos, as fêmeas realizavam a limpeza dos mesmos, no qual abriam o abdome, exibindo inúmeros movimentos com quinto par de pereiópodos entre os ovos.

O momento de cuidado com a fêmea foi intensificado quando um outro macho foi colocado no aquário, alterando o comportamento do macho que copulou. Esse exibiu rápidos movimentos das antenas e pereiópodos, mostrando sinais de agitação, mantendo íntimo contato com a fêmea que permanecia imóvel no canto do aquário. O macho não se afastou da fêmea, porém quando percebeu visualmente a presença do “intruso”, ergueu-se no substrato, estendendo lateralmente os quelípodos, exibindo comportamentos agonísticos, nos quais utilizou principalmente os quelípodos para afastar o “intruso” da fêmea.

RESULTADOS

Tabela II. Repertório de atos comportamentais exibidos durante as interações entre machos e fêmeas de *Aegla platensis* em condições de cultivo.

FASE PRÉ-COPULATÓRIA

Agarrar

O macho aproxima-se da fêmea, com os quelípodos distendidos, caminhando na sua direção, tentando agarrá-la com os quelípodos.

Evitar

A fêmea caminha na direção oposta do macho ou impulsiona-se batendo o abdome, urópodos e telso para se afastar do macho. Se a fêmea é agarrada pelo macho, livra-se dos seus quelípodos com dos seus próprios quelípodos, podendo agredir o macho. Para fugir do macho impulsiona-se na direção oposta, através da batida dos urópodos, telso e abdome.

Tatear

O macho aproxima-se da fêmea a uma distância em que possa tocá-la, principalmente com as antenas e com os quelípodos e esta, por sua vez permite a aproximação do macho sem evitá-lo. Com a aproximação do macho, a fêmea relaxa os pereiópodos, colocando a superfície ventral do seu corpo junto ao substrato, assumindo uma postura de submissão.

Contrair o corpo

A fêmea na presença do macho, em postura de submissão, exhibe contrações sucessivas do cefalotórax.

Vibrar o abdome

O macho realiza rápidas e repetidas tremidas do abdome em cima do cefalotórax da fêmea.

Dançar

O macho, próximo à fêmea, ergue-se no substrato, elevando o corpo, distendendo-o na ponta dos pereiópodos e com o abdome aberto. Nessa postura, realiza rápidos e sucessivos movimentos da esquerda para a direita, com os quelípodos abertos, finalizando o ato com um curto salto. A dança é sempre exibida na direção da fêmea.

Bater o abdome

Ao final da dança, o macho realiza batimentos rápidos e sucessivos do abdome, urópodos e telso contra os esternitos torácicos, de cima para baixo e de baixo para cima, na direção à fêmea.

RESULTADOS

Tabela II. Repertório de atos comportamentais exibidos durante as interações entre machos e fêmeas de *Aegla platensis* em condições de cultivo (continuação).

FASE COPULATÓRIA

Contato inicial

O macho e a fêmea deslocando-se um em direção ao outro, até ficarem frente a frente, tocando-se com os quelípodos e, principalmente, com as antenas. Ocorre imediatamente antes do posicionamento da fêmea.

Posicionar a fêmea

Após o toque de antenas, o macho, ergue a fêmea do substrato, principalmente com os quelípodos realiza um giro em relação ao corpo da fêmea, colocando-se em postura de supino. O macho posiciona a fêmea, abaixo da altura do seu rosto, abraçando-a com os 1º, 2º, 3º e 4º pares de pereiópodos, que se dispõem intercalados com os pereiópodos da fêmea. O macho envolve as antenas da fêmea com o própodo e dácilo do quelípodo e dispõe seu abdome flexionado para baixo e levemente aberto. A fêmea flexiona seu abdome para baixo, na direção do macho, mantendo-o levemente aberto.

Imobilidade do casal

Após o posicionamento da fêmea, o casal permanece imóvel, nessa postura. O quinto par de pereiópodos do macho apresenta grande atividade, realizando inúmeros movimentos sobre a carapaça e abdome da fêmea.

Liberar a fêmea

Após a imobilidade, a fêmea inicia uma série de toques das peças bucais do macho, com os seus quelípodos. O macho, então, relaxa os seus pereiópodos e a fêmea é liberada.

FASE PÓS-COPULATÓRIA

Cuidar da fêmea

Macho próximo à fêmea recém copulada, tateando-a com as antenas e quelípodos.

Fechar o abdome

Após a liberação, a fêmea pressiona os urópodos e o telso contra os esternitos torácicos, fechando fortemente o abdome.

Limpar os ovos

A fêmea abre o abdome e realiza uma série de movimentos com o quinto par de pereiópodos, dentro do abdome junto aos ovos.

RESULTADOS

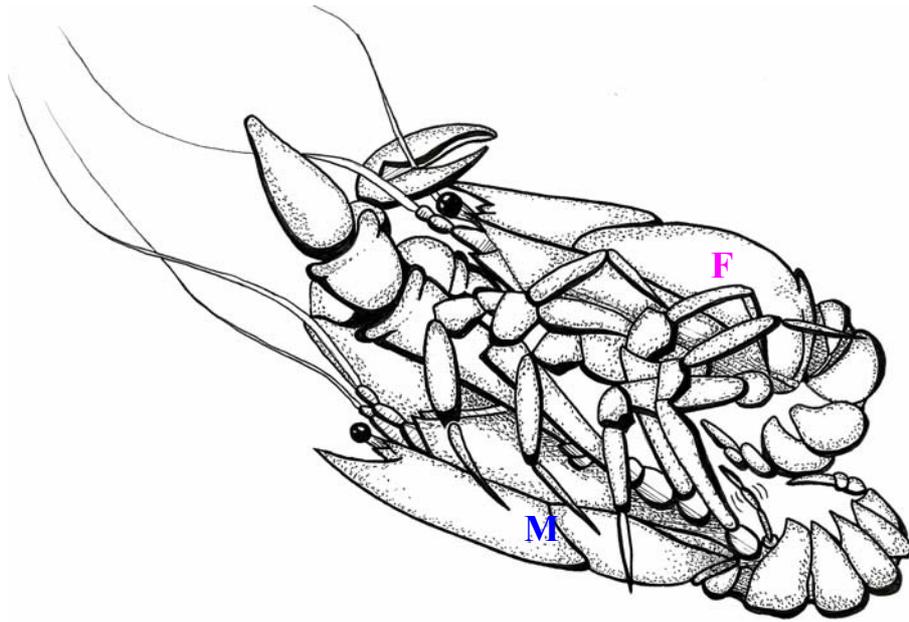


Figura 6. Ilustração de um macho e de uma fêmea de *Aegla platensis*, em imobilidade durante a fase copulatória. (F:fêmea; M: macho)

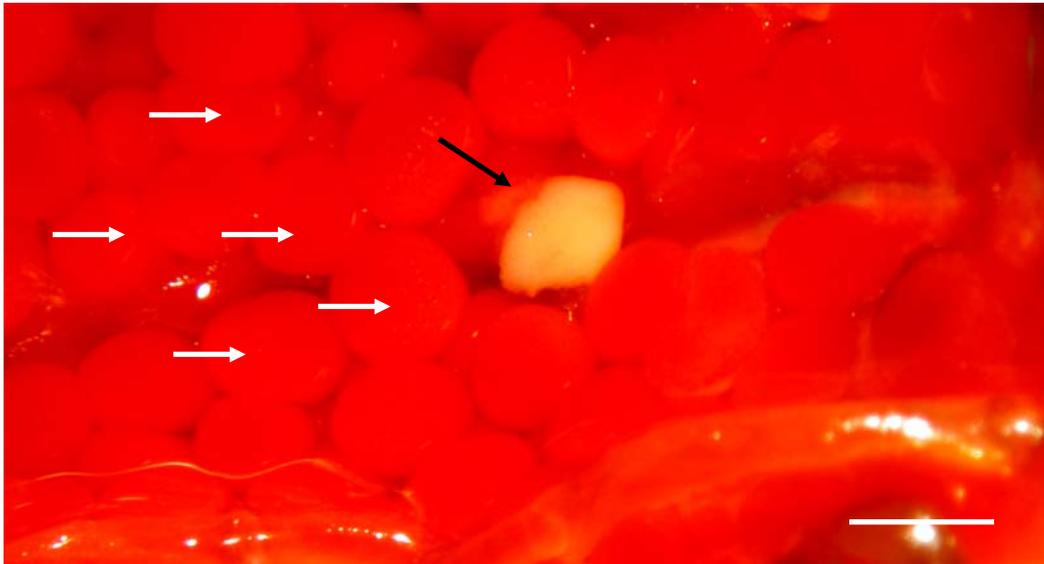


Figura 7. Células masculinas envoltas por uma matriz (seta preta) dentro do abdome da fêmea circundado por oócitos (setas brancas) e secreção em *Aegla platensis*. (Barra: 0,9 mm)

RESULTADOS

A influência da maturidade fisiológica gonadal feminina no comportamento pré-copulatório de *Aegla platensis* em condições de cultivo.

Análise global dos experimentos

Os dados obtidos revelaram que os três fatores (tipo comportamento pré-copulatório, sexo/estado de maturidade das gônadas e número de fêmeas) mostraram-se não independentes ($G= 124,78$; $gl= 7$; $p \ll 0.01$), ou seja, o tipo de ato (agarrar ou cortejar) exibido pelos machos em relação às fêmeas, durante o comportamento pré-copulatório, dependem da maturidade das fêmeas e do número de fêmeas presentes. Os valores de G para sexo/estado de maturidade, atividade e número fêmeas foram, respectivamente $G= 96,22$ ($gl= 5$; $p= \ll 0,01$), $G= 55,94$ ($gl= 5$; $p \ll 0,01$) e $G= 102,16$ ($gl= 6$; $p \ll 0,01$).

Experimento 1

No experimento 1 ocorreram 194 dias de observações em fêmeas imaturas e 295 fêmeas maduras. Esses totais correspondem a oportunidades em que poderiam ocorrer comportamentos reprodutivos com fêmeas imaturas e maduras. Do total de fêmeas imaturas observadas (194), em somente 30 ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo, sendo que do total de fêmeas maduras observadas (295), em somente 70 registrou-se algum tipo de comportamento reprodutivo.

No total de dias de observações em que ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo com fêmeas imaturas (30), o ato de agarrar ocorreu 72 vezes e o ato de cortejar ocorreu 2 vezes. No caso das fêmeas maduras, do total de dias de observações

RESULTADOS

em que ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo (70), o ato de agarrar ocorreu 157 vezes e o ato de cortejar 44 vezes (Fig. 8).

Experimento 2

No experimento 2 ocorreram 90 dias de observações em fêmeas imaturas e 337 em fêmeas maduras. Do total de fêmeas imaturas (90), em somente 12 ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo, sendo que do total de fêmeas maduras (337), em somente 37 ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo.

No total de dias de observações em que ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo com fêmeas imaturas (12), o ato de agarrar ocorreu 22 vezes e não ocorreu nenhum ato de cortejar. No caso das fêmeas maduras, do total de dias de observações em que ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo (37), o ato de agarrar ocorreu 79 vezes e o ato de cortejar 13 vezes (Fig. 9).

Experimento 3

No experimento 3 ocorreram 337 dias de observações em fêmeas imaturas e 247 em fêmeas maduras. Do total de fêmeas imaturas (337), em somente 76 ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo, sendo que do total de fêmeas maduras (247), em somente 50 ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo.

No total de dias de observações em que ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo com fêmeas imaturas (76), o ato de agarrar ocorreu 127 vezes e o ato de “cortejar” ocorreu 6 vezes. No caso das fêmeas maduras, do total de dias de observações em que ocorreu algum tipo de comportamento reprodutivo (50), o ato de agarrar ocorreu 98 vezes e o ato de cortejar somente 1 vez (Fig. 10).

RESULTADOS

Ao longo dos experimentos 1, 2 e 3 houve um acréscimo unitário do número de fêmeas a cada experimento. Utilizando-se o Teste de Tendência Linear (tabela III), observou-se uma tendência no tipo de comportamento exibido pelos machos com o acréscimo do número de fêmeas. À medida que se aumentou o número de fêmeas, aumentou a proporção de atos de agarrar, com conseqüente diminuição nos atos de corte (Fig. 11).

RESULTADOS

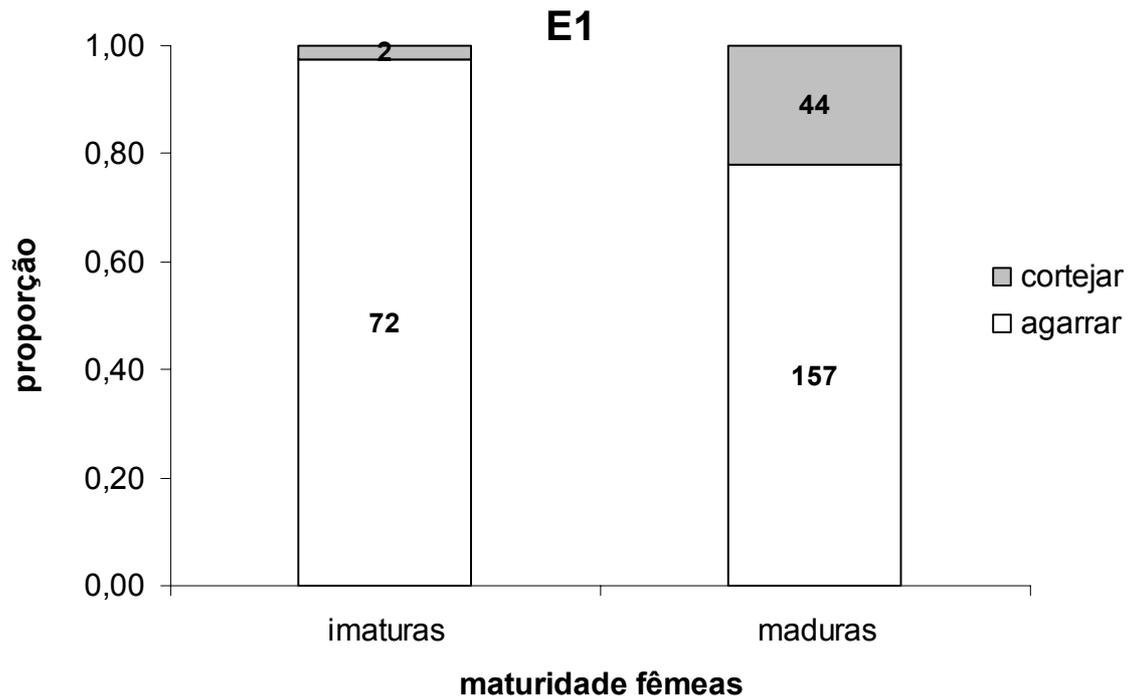


Figura 8. Comparação entre as proporções de cada tipo de interação entre machos em relação a fêmeas imaturas e fêmeas maduras de *Aegla platensis* no experimento 1 (1 fêmea presente) (os números nas colunas correspondem ao número de vezes que o comportamento foi observado).

RESULTADOS

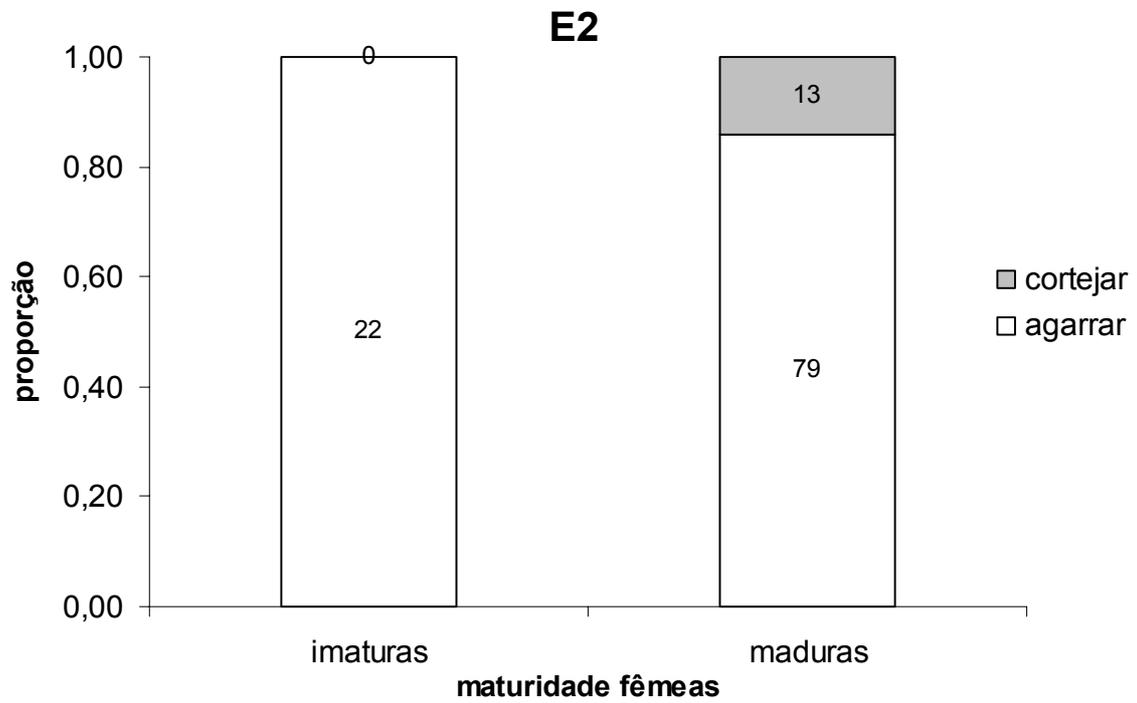


Figura 9. Comparação entre as proporções de cada tipo de interação entre machos em relação a fêmeas imaturas e fêmeas maduras de *Aegla platensis* no experimento 2 (2 fêmeas presentes) (os números nas colunas correspondem ao número de vezes que o comportamento foi observado).

RESULTADOS

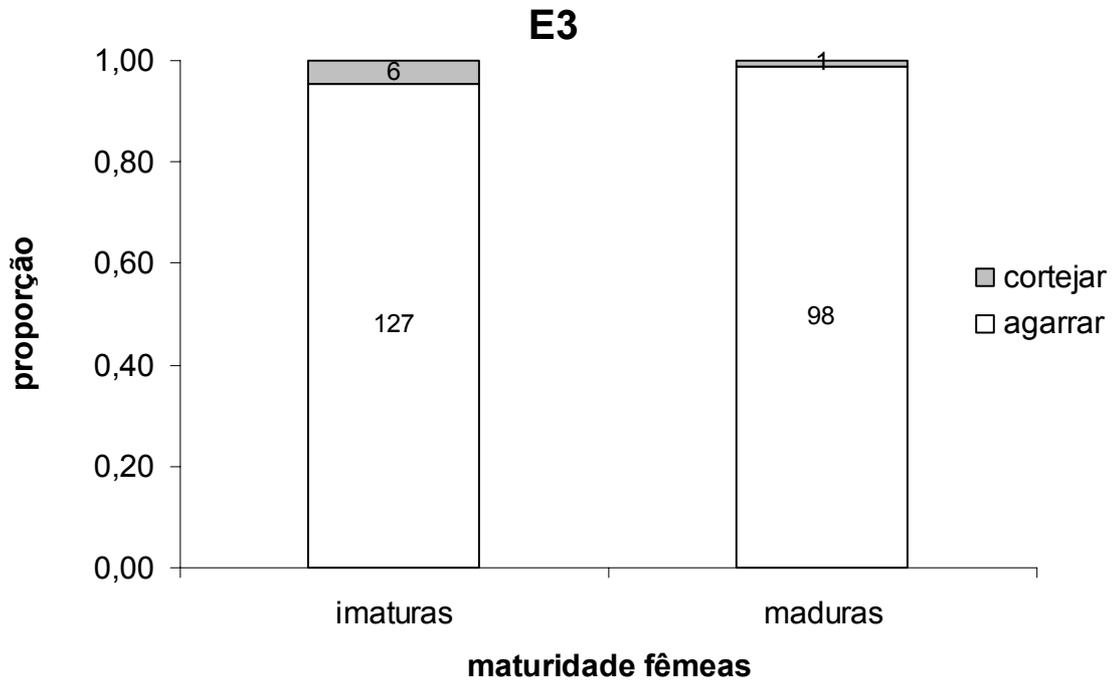


Figura 10. Comparação entre as proporções de cada tipo de interação entre machos em relação a fêmeas imaturas e fêmeas maduras de *Aegla platensis* no experimento 3 (3 fêmeas presentes) (os números nas colunas correspondem ao número de vezes que o comportamento foi observado).

RESULTADOS

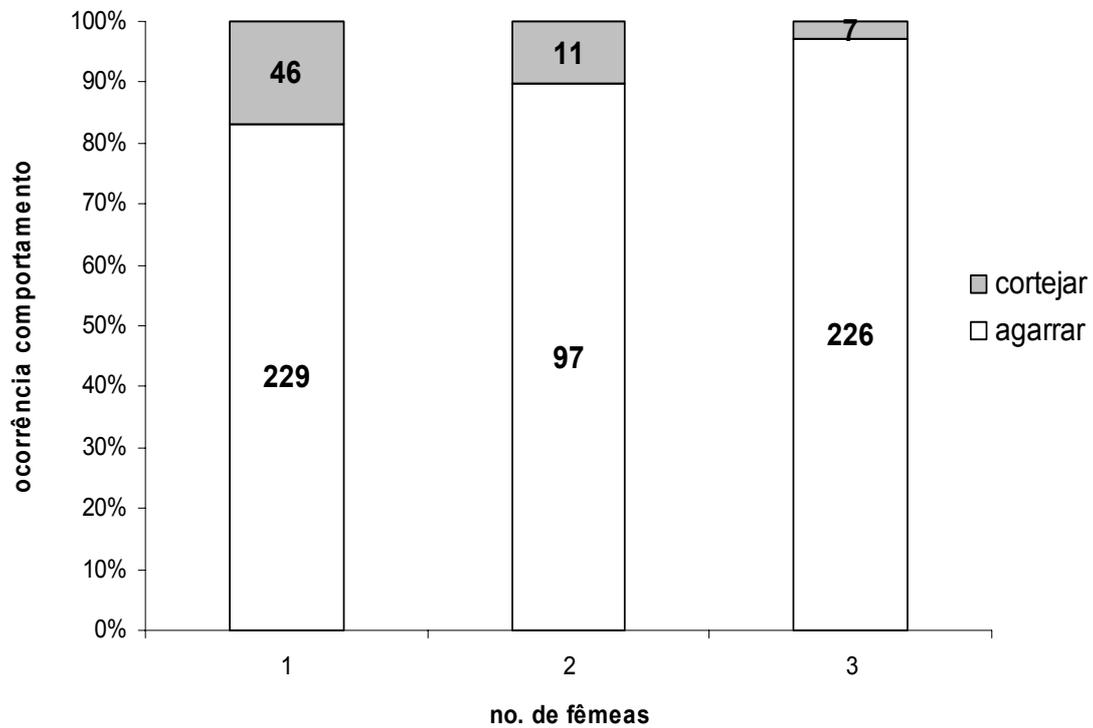


Figura 11. Comparação entre as proporções de cada tipo de interação entre machos e fêmeas (atos de agarrar e cortejar) com o aumento do número de fêmeas presentes (i.e. ao longo dos experimentos 1, 2 e 3) (números nas colunas correspondem ao número de vezes que o comportamento foi observado, independente da maturidade das fêmeas).

RESULTADOS

Tabela III. Valores do qui-quadrado, graus de liberdade e valor de significância (p) no Pós-teste de Tendência Linear (ZAR, 1999) para mudanças nas proporções de interações de machos em relação a fêmeas de *Aegla platensis* (atos de “agarrar” e “cortejar”) com o aumento no número de fêmeas presentes.

	Qui-quadrado	gl	p
Tendência Linear	25,50929	1	$\ll 0,01$
Não linearidade	0,009748	1	$0,1 > p > 0,05$
Total	25,51903	2	$\ll 0,01$

DISCUSSÃO

A atividade dos crustáceos decápodos pode estar diretamente relacionada ao seu comportamento reprodutivo. WADDY & AIKEN (1991) observaram que no lagostim marinho *Homarus americanus*, os machos maduros são muito mais ativos do que as fêmeas, saindo dos seus abrigos com mais frequência, permanecendo fora por longos períodos para explorar os arredores e outros abrigos. Em *Aegla platensis*, os machos foram menos ativos que as fêmeas nos experimentos 1 e 2, com uma e duas fêmeas, respectivamente. Talvez essa diferença, entre as atividades de machos e fêmeas, esteja relacionada ao fato de que as fêmeas possam sair de seus abrigos para se alimentar e os machos permaneçam um tempo na entrada dos seus abrigos. Nesta postura os machos monitoram os eventos fora do abrigo e frequentemente saem para se aproximar de animais que estão passando, como observado em *Homarus americanus*. Além disso, a diferença encontrada na atividade de fêmeas imaturas e maduras no experimento 2 (1 macho e 2 fêmeas), pode estar relacionada a dois diferentes fatos: primeiro, fêmeas não inseminadas, à medida que se tornam mais maduras, saem mais dos abrigos, passando longos períodos fora dos mesmos, com conseqüente aumento na sua atividade (WADDY & AIKEN *op.cit.*). Uma segunda hipótese seria uma demanda de energia diferenciada para as gônadas, dependendo do estágio de desenvolvimento das mesmas. É conhecido que fêmeas de decápodos investem muito do que consomem no desenvolvimento das gônadas (VOGT, 2002). As fêmeas maduras, no experimento 2, poderiam precisar se alimentar mais constantemente para investir nas gônadas do que fêmeas imaturas, refletindo em quantidades diferentes de atividades.

No experimento 3, a tendência observada nos dois primeiros experimentos, inverteu-se, e os machos foram mais ativos do que as fêmeas. Em *A. platensis* essa inversão pode estar relacionada ao fato dos machos precisarem sair dos abrigos, investindo no controle social das fêmeas.

DISCUSSAO

A atividade de rotina de cavar dentro dos abrigos somente foi exibida pelos machos de *A. platensis* e pode estar relacionada com o comportamento reprodutivo. Em várias oportunidades foram observadas fêmeas ovadas e machos dentro de um mesmo abrigo. Poderia ser mais seguro copular dentro do abrigo, protegendo os animais dos predadores e da forte correnteza dos rios. Todavia as cópulas observadas em laboratório foram muito mais freqüentes fora do abrigo, não excluindo a possibilidade de que tenham ocorrido cópulas no abrigo, sem correnteza e sem predadores potenciais. A ausência de trabalhos que caracterizem as atividades de crustáceos decápodos impossibilita a comparação com os resultados obtidos.

Ao longo da fase pré-copulatória os crustáceos decápodos comportam-se de maneira diversa, porém há o reconhecimento sexual entre parceiros e a corte. Em lagostins de água doce o reconhecimento sexual pode acontecer através de encontros agonísticos entre machos e fêmeas. Na espécie *Procambarus clarkii* ocorrem encontros agonísticos iniciais, no quais o macho e a fêmea lutam através de movimentos dos quelípodos até que a última recua em sinal de derrota (AMEYAW-AKUMFI, 1981). Em outra espécie de lagostim, *Pacifastacus trowbridgii*, ocorrem encontros agonísticos, nos quais ambos sexos utilizam os quelípodos para lutarem, sendo que o reconhecimento da receptividade da fêmea seria consequência dessas interações agonísticas (MASON, 1970).

WADDY & AIKEN (1991) observaram que os machos de *H. americanus* podem distinguir entre fêmeas imaturas e maduras. Em todos os experimentos, os machos de *A. platensis* agarravam mais as fêmeas do que cortejavam. Esse ato de agarrar pode ser utilizado, para o reconhecimento sexual, diferenciando fêmeas imaturas de maduras. Além disso, ao longo dos três experimentos houve uma tendência, na qual o ato de agarrar se torna mais constante e o ato de cortejar, mais raro.

DISCUSSAO

Se as fêmeas estão maduras, porque agarrá-las e não cortejá-las? Uma hipótese que pode ser levantada é que em *A. platensis*, através do ato de agarrar, os machos poderiam constatar que as fêmeas estavam maduras, mas somente as fêmeas que estavam prestes a desovar, permitiam serem cortejadas. Em *H. americanus*, os machos além de distinguir fêmeas imaturas de maduras, podem avaliar se as fêmeas maduras estão ou não prestes a desovar (WADDY & AIKEN, 1991). Essa comunicação provavelmente ocorre através da liberação de feromônios na água que atraem os machos e induzem a corte (DUNHAM, 1970). Apesar dessa pesquisa não ter abordado a questão do reconhecimento químico (feromônios e urina), constitui parte importante no reconhecimento sexual.

A fêmea pode demonstrar a sua receptividade, através da exibição de um ato de submissão em relação ao macho ou em resposta aos atos exibidos pelos machos que podem ocorrer durante a fase pré-copulatória. No caranguejo *Chionoecetes bairdi* Rathbun estudado por DONALDSON & ADAMS (1989), os machos em resposta ao ato de submissão da fêmea, exibem o batimento (“beating”) e da elevação do corpo (“body lifting”), que juntamente com o ato de chutar as fêmeas (“kicking”) fazem parte do corte. A elevação do corpo pelos machos durante a corte também foram observadas nas espécies *Homarus americanus* Milne Edwards e *Arenaeus cribarius* (WADDY & AIKEN (1991), PINHEIRO & FRANSOZO (1999), respectivamente). Em *A. platensis*, os machos exibem o ato de dispor-se na ponta dos pereiópodos, realizando um tipo de dança, com os quelípodos abertos, finalizado com rápidos e sucessivos batimentos do abdome. Em virtude da semelhança com o comportamento das espécies citadas, do fato desses atos terem sido observados durante a fase pré-copulatória e exibidos na direção da fêmea, foram considerados como partes componentes do comportamento de corte da espécie.

DISCUSSAO

Por outro lado, em determinadas condições, a corte pode ser suprimida. BARKI & KARPLUS (1999) não observaram a corte descrita, por outro autor, para o lagostim de água doce *Cherax quadricarinatus*. Os autores levantaram a hipótese de que nos experimentos os crustáceos foram privados de acesso contínuo e, quando o acesso foi finalmente permitido, a fêmea já estava altamente receptiva e pronta para copular. Em *A. platensis*, quando os machos e fêmeas foram separados em dias sucessivos, quatro cópulas ocorreram sem nenhuma exibição de corte por parte dos machos, fato que corrobora as observações em *Cherax quadricarinatus*.

No lagostim de água doce *Orconectes nais*, PIPPITT (1977) observou contrações do abdome, tanto dos machos quanto das fêmeas, durante a fase copulatória. Essas contrações também foram observadas durante a desova em outra espécie de lagostim de água doce, *Austropotamobius pallipes*, e em uma espécie de camarão, *Rhynchocinetes typus*. (INGLE & THOMAS, 1974; CORREA *et al.*, 2000, respectivamente). Nossos resultados mostraram que essas contrações ocorreram somente em fêmeas, sendo que todo o corpo do animal exibia sucessivas contrações. Além disso, as contrações foram observadas também durante a fase pré-copulatória, sugerindo que, se as contrações estão associadas ao deslocamento das células femininas para o poro genital, em *A. platensis*, esse processo iniciaria antes da cópula.

O contato inicial entre os crustáceos, principalmente através do toque de antenas, parece ser essencial para dar início a fase copulatória. No lagostim de água doce *Procambarus clarkii* (Girard), a utilização das antenas ajuda a localizar e posicionar a fêmea (AMEYAW-AKUMFI, 1981). Em outro lagostim de água doce, *Austropotamobius pallipes* o primeiro sinal do comportamento reprodutivo foi reconhecido somente quando os animais entraram em contato, no qual as antenas foram utilizadas (INGLE & THOMAS, 1974). O toque de antenas dos machos em fêmeas receptivas também parece

DISCUSSÃO

ser importante para o reconhecimento sexual no camarão *Palaemonetes pugio* estudado por BERG & SANDIFER (1984). Nossos resultados mostraram que a fase copulatória em *A. platensis* foi iniciada pelo contato inicial entre os animais, no qual os machos e as fêmeas deslocam-se na mesma direção, dispõem-se frente-a-frente, tocando-se, principalmente com antenas.

Na fase copulatória o macho necessita posicionar a fêmea para transferir as células masculinas. No lagostim de água doce *Cambaroides japonicus* (de Haan, 1941), estudada por KAWAI & SAITO (2001) e *Cherax quadricarinatus* (von Martens) relatada por BARKI & KARPLUS (1999), o macho assume a postura de supino, na qual se dispõe abaixo da fêmea e não a segura pelos quelípodos. A postura de supino assumido pelo macho nessas espécies é considerada rara entre os lagostins de água doce, nos quais o macho, durante a fase copulatória, se coloca por cima da fêmea (MASON, 1970; INGLE & THOMAS, 1974; PIPPITT, 1977; BECHLER, 1981). A postura de supino observada em *A. platensis*, na qual o uso dos quelípodos é importante na imobilização das fêmeas, sugere ser uma postura peculiar dentre os decápodos.

A postura assumida pelo macho durante a cópula, parece ser uma estratégia importante para o sucesso do evento. HARTNOLL (1969) lançou a hipótese que a postura adotada durante a cópula dependeria da força e da atividade da fêmea. Quando a cópula ocorre com fêmeas que acabaram de realizar a muda, o macho se colocaria por cima, para protegê-las, e quando a cópula ocorre com fêmeas com a carapaça endurecida, o macho se colocaria por baixo. Nossos resultados mostraram que as cópulas entre machos e fêmeas de *A. platensis* ocorreram entre animais em estágio de intermuda, ou seja, com a carapaça endurecida.

Nem sempre as cópulas são bem sucedidas entre os decápodos. Em cópulas mal sucedidas os animais podem exibir os mesmos atos comportamentais de uma cópula

DISCUSSÃO

bem sucedida, sem exteriorização dos oócitos por parte da fêmea. BAUER (1992) observou no camarão *Sicyonia dorsalis* cópulas aparentemente "normais", nas quais não ocorreu inseminação do receptáculo seminal das fêmeas. O autor sugere que as fêmeas possam permitir a cópula, mas evitam a inseminação e que os machos nem sempre inseminam as fêmeas. Da mesma forma, CORREA *et al.* (2000) também observaram pseudocópulas em outra espécie de camarão, *Rhynchocinetes typus*. No caranguejo *Chionoecetes opilio*, as fêmeas não exteriorizaram os ovos, quando a proporção de células masculinas e oócitos for menor do que 7:1 (SAINT-MARIE & LOVRICH, 1994). Durante as nossas observações ocorreram cópulas sem exteriorização dos oócitos pela fêmea, que verificamos serem cópulas mal sucedidas. Em uma ocasião um macho realizou doze cópulas mal sucedidas com uma fêmea, sugerindo que algum evento de reconhecimento entre os animais não ocorreu. As fêmeas talvez necessitem de uma resposta apropriada do macho durante o posicionamento ou imobilidade.

Os crustáceos decápodos apresentam uma grande variedade de apêndices responsáveis pela transferência das células masculinas para as fêmeas (BAUER, 1986). Nos eglídeos, esses apêndices estão ausentes. Todavia nesse processo de transferência de espermatozoides, outros apêndices possam estar envolvidos. Ao longo da cópula, o quinto par de pereiópodos dos machos de *A. platensis* apresentou grande atividade, inclusive dentro do abdome da fêmea. MARTIN & FELGENHAUER (1986), estudando a mesma espécie, observaram que o apêndice está envolvido com a limpeza do corpo. Por outro lado, FIELDER (1964) *apud* SUBRAMONIAM (1977) observou que *Panulirus cygnus* usa a quela do quinto pereiópodo para quebrar os espermatóforos. HELFMAN (1977) relata que machos de muitas espécies aquáticas de ermitões usam o quinto pereiópodo para auxiliar na transferência de espermatóforos. Segundo POHLE (1989), nos anomuros que não possuem apêndices copulatórios, o quinto par de pereiópodos seria o

DISCUSSAO

responsável pela transferência dos espermátóforos e nos anomuros que possuem tais apêndices, esse poderia assistir na transferência dos espermátóforos. Apesar dos esforços nas observações, o processo de transferência espermática ainda não foi constatado.

Em *A. platensis* ALMERAO (2002) observou que, internamente na porção distal do quinto pereiópodo, ocorrem aglomerados de glândulas que secretam mucopolissacarídeos ácidos. Essas substâncias são produzidas em glândulas presentes, nos gonópodos de cinco espécies de braquiúros estudados por BENINGER & LAROCQUE (1998) e são os principais componentes dos espermátóforos de *Penaeus indicus* (Milne-Edwards) e *Metapenaeus monoceros* (Fabricius) (SASIKALA & SUBRAMONIAM, 1987). Dentre as funções atribuídas aos mucopolissacarídeos ácidos estão a proteção dos espermatozóides contra a ação microbiana, além de criar um meio viável para as células masculinas, evitando a desidratação. Outras pesquisas são necessárias no sentido de comprovar a atuação do quinto pereiópodo na transferência das células masculinas em *A. platensis*.

Em relação às células masculinas, BAUER (1986) relata quatro termos utilizados na literatura (“spermatophore”, “spermatophoric mass”, “sperm-bearing material”, “seminal substances”) para descrever estruturas formadas pelos espermatozóides associadas a um material mucoso protetor ou adesivo elaborado nos *vas deferens*. Todavia, o autor distinguiu somente dois termos: “preformed spermatophores” e “spermatophotic masses”. O primeiro termo refere-se a estruturas complexas totalmente formadas dentro dos *vas deferens* dos machos, não modificado na sua forma depois de transferido para as fêmeas. O segundo termo refere-se a uma substância sem forma definida exteriorizada dos *vas deferens* dos machos, na qual a sua forma final dependerá do modo de emissão e/ou da forma do espaço, na qual for depositada. SOKOLOWICZ *et*

DISCUSSAO

al. (em preparação), estudando a morfologia do sistema reprodutivo de *A. platensis*, não observaram regiões especializadas no *vas deferens* responsáveis pela produção de espermátóforos, sendo identificados somente espermatozóides ao longo desse. Da mesma forma, TUDGE (2003) não observou espermátóforos no vaso deferente de machos em *Aegla rostrata* Jara, 1977.

Durante o ato de imobilidade do casal, dentro do abdome da fêmea, entre os oócitos foi observada uma pequena estrutura de cor branca. Tanto pelo local onde foi depositada e pelo momento (fase copulatória) quando foi depositada, provavelmente se tratam das células masculinas. Ao manipular a estrutura foi possível observar que as células masculinas estavam envoltas por uma matriz. Outros estudos são necessários, para observar como ocorre a transferência dessa estrutura, assim como avaliar a natureza de seus componentes e como pode ser produzida, já que ao longo do *vas deferens* não foi encontrada nenhuma região especializada para tal finalidade.

Nas espécies de crustáceos decápodos, as fêmeas apresentam estruturas de armazenamento das células masculinas ou essas células são depositadas externamente (BAUER, 1986). O mesmo autor observou que os espermátóforos são depositados nos primeiros esternitos abdominais, abaixo do primeiro par de pleópodos na espécie *Heptacarpus pictus*. Em *Clibanarius vittatus* (Bosc), os espermátóforos são depositados na porção ventral do cefalotórax da fêmea (HAZLETT, 1996; HESS & BAUER, 2002). Na espécie *Birgus latro*, HELFMAN (1977) observou espermátóforos na superfície ventral da fêmea, entre o segundo e terceiro pares de pereiópodos, cobrindo o poro genital. Em *Emerita asiatica* Milne Edwards, os espermátóforos são depositados dentro do abdome da fêmea, protegidos pelo telso (SUBRAMONIAM, 1977). Em todas as espécies citadas a fertilização ocorre externamente. A partir do estudo da morfologia do sistema reprodutivo de fêmea de *A. platensis*, não foram observadas estruturas de

DISCUSSAO

armazenamento e as células masculinas foram encontradas dentro do abdome da fêmea. Nossos dados sugerem que a fertilização seja externa e ocorra dentro do abdome.

Nas espécies de caranguejos braquiúros em que as fêmeas copulam após realizarem a muda, o comportamento pós-copulatório consiste em uma estratégia tanto para assegurar a paternidade do macho quanto para proteger a fêmea em um período vulnerável (HARTNOLL, 1969). MINOUCHI & GOSHIMA (1998) observaram que na espécie *Pagurus filholi*, depois da cópula, os machos parecem esperar que as fêmeas exteriorizem seus ovos, possivelmente para assegurar a paternidade. Em *A. platensis*, o comportamento pós-copulatório está diretamente relacionado ao processo de fixação dos ovos por parte da fêmea. No momento em que a fêmea exteriorizou os oócitos, a cópula foi concluída e esta fechou fortemente o abdome tanto para fertilizar os oócitos quanto para dar início à fixação aos pleópodos. Nesse momento, a fêmea não pode utilizar o abdome, urópodos e telso para fugir de um eventual predador, justificando o cuidado observado por parte dos machos nessa fase.

As espécies de crustáceos decápodos estão amplamente distribuídas, devido às suas inúmeras adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais aos ambientes onde vivem. Essa plasticidade se reflete no comportamento reprodutivo das espécies e a elaboração de padrões dentro dos diversos grupos de crustáceos decápodos torna-se uma difícil tarefa. Os eglídeos são o único grupo de anomuros que vivem em água doce e esse fato, do ponto de vista do comportamento reprodutivo, afasta-os das demais espécies do grupo, aproximando-os de outros grupos. As interações agonísticas durante a fase pré-copulatória, a forma de posicionamento da fêmea, a postura do macho durante a imobilidade e a não realização da muda antes da cópula também são características de algumas espécies de lagostins de água doce, principalmente de parastacídeos, nos quais a fertilização ocorre externamente. Outros estudos são

DISCUSSAO

necessários para inferir sobre as relações entre os grupos a partir do comportamento reprodutivo das espécies de crustáceos decápodos.

CONCLUSÕES

Os resultados obtidos com *Aegla platensis* permitem as seguintes conclusões:

- ♣ A atividade dos animais, a maturidade fisiológica das fêmeas e o número de fêmeas estão inter-relacionados e influenciam o comportamento reprodutivo.
- ♣ A fase pré-copulatória é composta por dois grandes atos comportamentais (agarrar e cortejar), sendo que o ato de agarrar pode estar relacionado ao reconhecimento das fêmeas e de seu estágio de maturidade gonadal, assim como promove o controle social.
- ♣ Nem todas as fêmeas fisiologicamente maduras foram cortejadas.
- ♣ A corte foi iniciada quando a fêmea exibiu um ato de submissão e foi caracterizada pela exibição de quatro atos comportamentais por parte dos machos: tatear, vibrar o abdome, dançar e bater o abdome.
- ♣ Com o aumento do número de fêmeas, há uma tendência no aumento da exibição do ato de agarrar e diminuição da corte, ou seja, dependendo do número de fêmeas os machos podem investir mais em controle social do que em inseminação das fêmeas.
- ♣ Machos e fêmeas copulam em estágio de inter-muda, ou seja com a carapaça endurecida.
- ♣ Durante a cópula, o macho assume a postura de supino em relação à fêmea, utilizando as quelas para abraçar as antenas da fêmea.
- ♣ A fase copulatória foi relativamente curta (158 ± 60.027 s), na qual o macho posiciona a fêmea para transferir as células masculinas.
- ♣ A fase pós-copulatória foi caracterizada pelo cuidado do macho em relação à fêmea, principalmente durante a fixação dos ovos aos pleópodos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMERÃO, M. 2002. A morfologia do quinto pereiópodo de *Aegla platensis* Schmitt, 1942 (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Dissertação de bacharelado**. UFRGS, Porto Alegre, RS. 38 p.
- ALTMAN, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. **Behaviour**, Leiden, 49: 227-265.
- AMEYAW-AKUMFI, C. 1981. Courtship in the crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) (Decapoda, Astacidae). **Crustaceana**, Leiden, 40 (1): 57-64.
- BARKI, A. & I. KARPLUS. 1999. Mating behavior and a behavioral assay for female receptivity in the red-claw crayfish *Cherax quadricarinatus*. **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 19 (3): 493-497.
- BAUER, R. T. 1992. Repetitive copulation and variable success of insemination in the marine shrimp *Sicyonia dorsalis* (Decapoda: Penaeoidea). **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 12 (2): 153-160.
- BAUER, R.T. 1976. Mating behaviour and spermatophore transfer in the shrimp *Heptacarpus pictus* (Stimpson) (Decapoda: Caridea: Hippolytidae). **Journal of Natural History**, London, 10: 415-440.
- BAUER, R.T. 1986. Phylogenetic trends in sperm transfer and storage complexity in decapod crustaceans. **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 6 (3): 313-325.
- BAUER, R.T. 1991. Sperm transfer and storage structures in Penaeoid shrimps: A functional and phylogenetic perspective. Pp. 183-207. *In*: R.T. BAUER & J.D. MARTIN (Eds.). **Crustaceans Sexual Biology**. New York, Columbia University Press, 355p.
- BECHLER, D. L. 1981. Copulatory and maternal-offspring behavior in the hypogean crayfish, *Orconectes inermis inermis* Cope and *Orconectes pellucidus* (Tellkamp) (Decapoda, Astacidea). **Crustaceana**, Leiden, 40 (2): 136-143.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BENINGER, P. G. & R. LAROCQUE. 1998. Gonopod tegumental glands: a new accessory sex gland in the Brachyura. **Marine Biology**, Berlin, 132: 435-444.
- BERG, A. V. & P. A. SANDIFER. 1984. Mating behavior of the grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis (Decapoda, Caridea). **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 4 (3): 417-424.
- BERRIL, M. & M. ARSENAULT. 1982. Mating behavior of the green shore crab (*Carcinus maenas*). **Bulletin of Marine Science**, Miami, 32: 632-638.
- BODDEKE, R.; J.R. BOSSCHIETER & P.C. GOUDSWAARD. 1991. Sex change, Mating, and sperm transfer in *Crangon crangon* (L.), p. 164-182. In: R.T. BAUER & J.D. MARTIN (Eds.). **Crustaceans Sexual Biology**. New York, Columbia University Press, 355p.
- BOND-BUCKUP, G. & BUCKUP, L. 1994 - A Família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, 32 (4): 159-346.
- BOND-BUCKUP, G. & L. BUCKUP. 2000. *Aegla rosanae* Campos Jr., um novo sinônimo de *Aegla paulensis* Schmitt (Crustacea, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, 17 (2): 385 – 386.
- BOND-BUCKUP, G. 2003. Família Aeglidae, p. 21-116. In: G.A.S. MELO (Ed.). **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. São Paulo, Editora Loyola, 429p.
- BOND-BUCKUP, G.; A.P. BUENO, & K.A KEUNECKE. 1996. Primeiro estágio juvenil de *Aegla prado* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Revista brasileira de Zoologia**, Curitiba, 13 (4): 1049-1061.
- BOND-BUCKUP, G.; A.P. BUENO, & K.A KEUNECKE. 1999. Morphological characteristics of juvenile specimens of *Aegla* (Crustacea, Anomura, Aeglidae). p.371-381. In: F. R. SCHRAM & V. J. C. KLEIN (Eds.) **Crustaceans and the**

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Biodiversity Crisis**. Amsterdam, Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, 1021p.
- BUCKUP, L. e A. ROSSI. 1979. O gênero *Aegla* no Rio Grande do Sul, Brasil (Crustacea, Decapoda, Anomura, Aeglidae). **Revista brasileira de Biología**, Rio de Janeiro, 37 (4):879-892.
- BUENO, A. A. P. & G. BOND-BUCKUP. 2000. Dinâmica populacional de *Aegla platensis* Schmitt, 1942 (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, 17 (1): 43-49.
- BUENO, A.P. & G. BOND-BUCKUP. 1996. Os estágios iniciais de *Aegla violacea* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Nauplius**, Rio Grande, 4: 39-47.
- CASTRO, T. S. & G. BOND-BUCKUP. 2003. The morphology of cardiac and pyloric foregut of *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Memoirs of Museum Victoria**, Victoria, 60 (1): 53 - 57.
- CHRISTY, J. H. 1987. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. **Bulletin of Marine Science**, Miami, 41 (2): 177-191.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, 1961. **Animal Behaviour**. New York, The Macmillan Company, 162p.
- CORREA, C. C.; J. A. BAEZA, E. DUPRÉ, I. A. HINOJOSA & M. THIEL. 2000. Mating behavior and fertilization success of three ontogenetic stages of male rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea). **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 20 (4): 628-640.
- DE SAINT-BRISSON, S. C. 1975. The mating behavior of *Penaeus paulensis* Pérez-Farfante, 1967 (Decapoda, Penaeidea). **Crustaceana**, Leiden, 50 (1): 108-110.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- DIESEL, R. 1991. Sperm competition and the evolution on the mating behavior in Brachyura with special reference of spider crabs (Decapoda, Majidae). p. 145-163. *In: R.T. BAUER & J.D. MARTIN (Eds.). Crustaceans Sexual Biology*. New York, Columbia University Press, 355p.
- DONALDSON, W. E. & A. E. ADAMS. 1989. Ethogram of behavior with emphases on mating for the tanner crab *Chionoecetes bairdi* Rathbun. **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 9 (1): 37-53.
- DUNHAM, P. J. 1978. Sex pheromones in Crustacea. **Biological Reviews**, Cambridge, 53: 555-583
- EDWARDS, E. 1966. Mating behaviour in the european crab (*Cancer pagurus* L.). **Crustaceana**, Leiden, 10: 23-30.
- ELNER, R. W.; C. A. GASS & A. CAMPBELL. 1985. Mating behavior of the jonah crab, *Cancer borealis* Stimpson (Decapoda, Brachyura). **Crustaceana**, Leiden, 48 (1): 34-39.
- GHERARDI, F. Behaviour p. 258-281. *In: D. M. HOLDICH (Ed). Biology of Freshwater Crayfish*. Oxford, Blackwell Science, xvi+702p.
- GRECO, L. S. & E. M. RODRÍGUEZ. 1999. Mating behaviour in *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Brachyura, Grapsidae). Comparison with other grapsid crabs. **Nauplius**, Rio Grande, 7:179-181.
- HADDON, M. 1994. Size – fecundity relationships, mating behaviour, and larval release in the New Zealand paddle crab, *Ovalipes catharus* (White, 1843) (Brachyura: Portunidae). **New Zealand Journal of Marine and freshwater Research**, Wellington, 28: 329-334.
- HARTNOLL, R.G. 1969. Mating in the brachyura. **Crustaceana**, Leiden, 16: 161-181.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- HAZLETT, B. A. 1996 a. Reproductive behavior of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802). **Bulletin of Marine Science**, Miami, 58 (3): 668-674.
- HAZLETT, B. A. 1996 b. Precopulatory behaviour of the hermit Crabs *Diogenes avarus* and *Clibanarius virescens*. **Australian Journal of Zoology**, Victoria, 44: 487-492.
- HELFMAN, G. S. 1977. Copulatory behavior of the coconut or robber crab *Birgus latro* (L.) (Decapoda, Anomura, Paguridea, Coenobitidae). **Crustaceana**, Leiden, 33 (2): 198-202.
- HENMI, Y.; T. KOGA & M. MURAI. 1993. Mating behavior of the sand bubbler crab *Scopimera globosa*. **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 13 (4): 736-744.
- HESS, G. S. & R. T. BAUER. 2002. Spermatophore transfer in the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Crustacea, Anomura, Diogenidae). **Journal of Morphology**, New York, 253: 166-175.
- HOFFMAN, D. L. 1972. Observed acts of copulation in the protandric shrimp, *Pandalus platyceros* Brandt (Decapoda, Pandalidae). **Crustaceana**, Leiden, 24: 241-244.
- INGLE, R. W. & W. THOMAS. 1974. Mating and spawning of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). **Journal of Zoology**, London, 173: 525-538
- JIVOFF, P. & A. H. HINES. 1998. Female behaviour, sexual competition and mate guarding in the blue crab, *Callinectes sapidus*. **Animal Behaviour**, London, 55: 589-603.
- KAWAI, T. & K. SAITO. 2001. Observations on the mating behavior and season, with no form alternation, of the Japanese crayfish, *Cambaroides japonicus* (Decapoda,

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Cambaridae), in lake Komadome, Japan. **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 21 (4): 885-890.
- KOSUGE, T.; M. MURAI & S. POOVACHIRANON. 1994. Breeding cycle and mating behaviour of the tropical ocypodid *Ilyoplax gangetica* (Kemp 1919) (Crustacea, Brachyura). **Tropical Zoology**, Firenze, 7: 25-34.
- LIZARDO-DAUDT, H. & G. BOND-BUCKUP. 2003. Morphological aspects of the embryonic development of *Aegla* (Decapoda, Aeglidae). **Crustaceana**, Leiden, 76 (1): 13 - 25.
- LIZARDO-DAUDT, H.M.L.; B. SPERB; S.M.CARDOSO & G. BOND-BUCKUP. 2000. Histological preparation of eggs of species of *Aegla* (Crustacea, Aeglidae). **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, São Paulo, 17 (1): 27 - 29.
- LÓPEZ GRECO, L.; V. VIAU; M. LAVOLPE; G. BOND-BUCKUP & E. M. RODRIGUEZ. 2004. Juvenile hatching and maternal care in *Aegla uruguayana* (Anomura, Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 24 (2): 309-313.
- MARTIN, J.W. & B.E. FELGENHAUER. 1986. Grooming behaviour and the morphology of grooming appendages in the endemic south american crab genus *Aegla* (Decapoda, Anomura, Aeglidae). **Journal of Zoology**, London, 209: 213-224.
- MASON, J. C. 1970. Copulatory behavior of the crayfish, *Pacifastacus trowbridgii* (Stimpson). **Canadian Journal of Zoology**, London, 48: 969-976.
- MINOUCHI, S. & S. GOSHIMA. 1998. Effect of male/female size ratio on mating behavior of the hermit crab *Pagurus filholi* (Anomura: Paguridae) under experimental conditions. **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 18 (4), 710-716.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- MISAMORE, M. J. & C. L. BROWDY. 1996. Mating behavior in the white shrimps *Penaeus setiferus* and *P. vannamei*: a generalized model for mating in *Penaeus*. **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 16 (1): 61-70.
- MURAI, M.; S. GOSHIMA & Y. HENMI. 1987. Analysis of the mating system of the fiddler crab, *Uca lactea*. **Animal Behavior**, London, 35: 1334-1342.
- NORMAN, C. P. 1996. Reproductive biology and evidence for hard-female mating in the brachyuran crab *Thalamita sima* (Portunidae). **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 16 (4): 656-662.
- NORO, C. K. & L. BUCKUP. 2002. Biologia reprodutiva e ecologia de *Aegla leptodactyla* Buckup & Rossi (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Revista brasileira de Zoologia**, Curitiba, 19 (4): 1063 - 1074.
- NORO, C. K. & L. BUCKUP. 2003. O crescimento de *Aegla leptodactyla* Buckup & Rossi (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Revista brasileira de Zoologia**, Curitiba, 20 (2): 191 - 198.
- OLIVEIRA, G.T, F.; G. BOND-BUCKUP; A.A.P. BUENO; R.S.M. SILVA. 2003. Circadian and seasonal variations in the metabolism of carbohydrates in *Aegla ligulata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Crustacea: Anomura: Aeglidae). **Memoirs of Museum of Victoria**, Victoria, 60 (1): 59 – 62.
- PEREZ, O. S. & D. R. BELLWOOD. 1989. Observations on the mating behaviour of the indo-pacific sandy shore crab *Matuta lunaris* (Forskal) with notes on the reproductive behaviour of the Matutinae (Decapoda, Brachyura, Calappidae). **Crustaceana**, Leiden, 57 (1): 1-8.
- PÉREZ-LOUSADA, M.; G. BOND-BUCKUP, C. G. JARA & K. A. CRANDALL. 2002 a. Conservation phylogenetics of chilean freshwater crabs *Aegla* (Anomura:

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aeglidae): assigning priorities for aquatic habitat protection. **Biological Conservation**, Essex, 105: 345 – 353.
- PÉREZ-LOUSADA, M.; G. BOND-BUCKUP, C. G. JARA & K. A. CRANDALL. 2002 b. Phylogenetic relationships among the *Aegla* (Anomura: Aeglidae) freshwater crabs from Chile. **Journal of Crustacean Biology**, San Antonio, 22 (2): 304 – 323.
- PÉREZ-LOUSADA, M.; G. BOND-BUCKUP, C. G. JARA & K. A. CRANDALL. 2004. Molecular systematics and biogeography of the southern south american Freshwater. **Systematic biology**, Washington, 53 (5): 767-780.
- PINHEIRO, M.A.A. & A. FRANSOZO. 1999. Reproductive behavior of the swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Lamarck, 1818) (Crustacea, Brachyura, Portunidae) in captivity. **Bulletin of Marine Science**, Miami, 64 (2): 243-253.
- PIPPITT, M. R. 1977. Mating behavior of the crayfish *Orconectes nais* (Faxon, 1885) (DECAPODA, ASTACOIDEA). **Crustaceana**, Leiden, 32 (3): 265-271.
- POHLE, G. 1989. Gill and embryo grooming in lithodid crabs: comparative functional morphology based on *Lithodes maja*. p.75-94. In: B.E. FELGENHAUER, L. WATLING & A.B. THISTLE (Eds.). **Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea. Crustacean Issues**. Rotterdam, A.A. Balkema, 225p.
- PRIMAVERA, J. H. 1979. Notes on the courtship and mating behavior in *Penaeus monodon* Fabricius (Decapoda, Natantia). **Crustaceana**, Leiden, 37 (3): 287-292.
- ROMERO, L. 2003. Comportamiento reproductivo y mutilaciones en el cangrejo de las rocas *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) (Crustacea, Decapoda). **Revista peruana de biología**, Lima, 10 (2): 195-202.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- SALMON, M. 1983. Courtship, mating systems, and sexual selection in decapods. p. 143-169. *In*: S. REBACH & D. DUNHAM (Eds). **The Behavior of Higher Crustacea**. Wiley, New York, xp.
- SASIKALA, S. L. & T. SUBRAMONIAM. 1987. On the occurrence of acid mucopolysaccharides in the spermatophores of two marine prawns, *Penaeus indicus* (Milne-Edwards) and *Metapenaeus monoceros* (Fabricius). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, 113: 145-153.
- SCHNEIDER, R. A. Z; R. HUBER & P. A. MOORE. 2001. Individual and status recognition in the crayfish, *Orconectes rusticus*: The effects of urine release on the fight dynamics. **Behaviour**, Leiden, 138 (2): 137-153.
- SOKOŁOWICZ, C. C.; L. LÓPEZ-GRECO, G. BOND-BUCKUP & R. GONÇALVES. Descrição macroscópica e histológica das gônadas de *Aegla platensis* Schmitt, 1942 (Decapoda, Anomura, Aegliidae) (em preparação).
- SUBRAMONIAM, T. 1977. Aspects of sexual biology of the anomuram crab *Emerita asiatica*. **Marine Biology**, Berlin, 43: 369-377.
- TUDGE, C.C. 2003. Endemic and enigmatic: the reproductive biology of *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aegliidae) with observations on sperm structure. **Memoirs of Museum Victoria**, Victoria, 60 (1): 63-70.
- TUDGE, C.C. & R. LEMAITRE. 2004. Studies of male sexual tubes in hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Anomura, Paguroidea). I. Morphology of sexual tube in *Micropagurus acantholepis* (Stimpson, 1858), with comments on function and evolution. **Journal of Morphology**, New York, 259: 106-118.
- TURRA, A. no prelo. Reproductive behavior of intertidal hermit crabs in South-eastern Brazil. **Revista brasileira de Zoologia**.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- TURRA, A. & M. R. DENADAI. 2003. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** **63** (3): 537-544.
- VOGT, G. 2002. Functional anatomy. *In*: D. M. HOLDICH (Ed). **Biology of Freshwater Crayfish**. Oxford, Blackwell Science, xvi+702p.
- WADA, S., K. TANAKA & S. GOSHIMA. 1999. Precopulatory mate guarding in hermit crab *Pagurus middendorffii* (Brandt) (Decapoda: Paguridae): effects of population parameters on male guarding duration. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, 239: 289-298.
- WADA, S.; M. ASHIDATE & S. GOSHIMA. 1997. Observations on the reproductive behavior of the spiny king crab *Paralithodes brevipes* (Anomura: Lithodidae). **Crustacean Research** **26**: 56-61.
- WADDY, S.L. & D.E. AIKEN. 1991. Mating and insemination in the american lobster, *Homarus americanus*. p. 126-144. *In*: R.T. BAUER & J.D. MARTIN (Eds.). **Crustaceans Sexual Biology**. New York, Columbia University Press, 355p.
- YANO, I.; R. A. KANNA, R. N. OYAMA & J. A. WYBAN. 1988. Mating behaviour in the penaeid shrimp *Penaeus vannamei*. **Marine Biology**, Berlin, 97: 171-175.
- ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical Analysis**. New Jersey, Prentice Hall, xii+663p.
- ZHANG, D.; J. LIN & L. CRESWELL. 1998. Mating behavior and spawning of the banded coral shrimp *Stenopus hispidus* in the laboratory. **Journal Crustacean Biology**, San Antonio, 18 (3): 511-518.

APÊNDICE I

Láudo de análise da água de poço utilizada para o cultivo dos animais.

Determinações	Valores
Ph	6,5
Cor aparente – uH	< 5
Odor	não objetável
Sabor	não objetável
Turbidez – Ut	1,8
Cloro residual – mg/L	< 0,1
Bário total – mg/L	< 0,5
Cádmio total – mg/L	< 0,005
Chumbo total – mg/L	< 0,01
Cianetos – mg/L	< 0,02
Cromo total – mg/L	< 0,02
Fluoretos – mg/L	0,14
Mercúrio – mg/L	< 0,0002
Amônio – mg/L	< 0,1
Nitratos – mg/L	< 0,1
Nitritos – mg/L	3
Prata total – mg/L	< 0,01
Alumínio total – mg/L	< 0,2
Manganês total – mg/L	< 0,01
Ferro total – mg/L	< 0,03
Cobre total – mg/L	< 0,02
Zinco total – mg/L	< 0,01
Sulfatos – mg/L	2
Surfactantes – mg/L	< 0,01
Cloretos – mg/L	16
Dureza total – mg CaCO ₃ /L	25
Sólidos totais dissolvidos – mg/L	85
Sólido total – mg/L	9,0

APÊNDICE II

Análise da ração para gato Whiskas® disponibilizada para os animais durante o cultivo.

Ensaio	Valores
Umidade	8,16g/100g
Lipídios	6,73g/100g
Proteína	31,33g/100g
Cinzas	8,02g/100g
Carboidratos totais	45,76g/100g
Cálcio	1035,10mg/100g
Valor calórico Total	368,93 Kcal/100g

APÊNDICE III

Protocolo de observações diárias, destacando o método utilizado para compilar os dados referentes à inatividade, AR, CR, agarrar e cortejar exibidos por machos e fêmeas de *Aegla platensis* em condições de cultivo

Data	12/02/04	<u>Eventos macho</u>	<u>Eventos fêmea</u>
Aquário	1	12:30 -M	12:30 -F
Macho	19.28 mm	12:37 3M	12:37 2F
Fêmea	16.28 mm	12:50 4M-F	12:50 M4/3F
Horário	12:30 – 14:30	13:00 -M	13:00 3F
t (min)	180	13:10 4M-F	13:10 M4/3F
Muda(s)	NÃO	13:20 2M	13:20 2F
Mat	3	13:30 5M-F	13:30 5F-M
Alimento	SIM	13:33 5M-F	13:33 5F-M
OBS		13:45 -M	13:45 2F
		14:30 -M	14:30 -F

Eventos macho

Inatividade: 4

Atividades de rotina: 2

Comportamentos reprodutivos: 4

(4M-F: agarrar(2); 5M-F: cortejar(2))

Eventos fêmea

Inatividade: 2

Atividades de rotina: 3

Comportamentos reprodutivos: 4

APÊNDICE IV

Frequências de atos comportamentais de inatividade, AR e CR de machos fêmeas imaturas e fêmeas maduras de *Aegla platensis* nos experimentos 1,2 e 3 em condições de cultivo

	1macho: 1 fêmea			1macho: 2 fêmeas			1macho: 3 fêmeas		
	Inatividade	AR	CR	Inatividade	AR	CR	Inatividade	AR	CR
macho	661	529	319	374	195	112	157	313	237
imatura	230	228	76	142	105	28	595	476	221
madura	290	424	216	167	482	116	339	326	156

Frequências de atos comportamentais de inatividade, AR e CR de machos fêmeas imaturas e fêmeas maduras no experimento 1 de *Aegla platensis* em condições de cultivo

	Inatividade	A.R	C.R
macho	661	529	319
imatura	230	228	76
madura	290	424	216

Frequências de atos comportamentais de inatividade, AR e CR de machos fêmeas imaturas e fêmeas maduras no experimento 2 de *Aegla platensis* em condições de cultivo

	Inatividade	A.R	C.R
macho	374	195	112
imatura	142	105	28
madura	167	482	116

APÊNDICE IV (continuação)

Frequências de atos comportamentais de inatividade, AR e CR de machos fêmeas imaturas e fêmeas maduras no experimento 3 de *Aegla platensis* em condições de cultivo

	Inatividade	A.R	C.R
macho	157	313	237
imatura	595	476	221
madura	339	326	156

Frequências de atos comportamentais de agarrar e cortejar exibidos por machos de *Aegla platensis* em relação a fêmeas maduras e imaturas nos experimentos 1, 2 e 3 em condições de cultivo

	1 fêmea		2 fêmeas		3 fêmeas	
	agarrar	corte	agarrar	corte	agarrar	corte
imaturas	72	2	22	0	127	6
maduras	157	44	79	13	98	1