UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP-DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Estado taxonômico e história de vida de *Callichirus*
seilacheri (Bott, 1955) (Decapoda, Axiidea,
Callianassidae) na costa do Pacífico Leste: ecologia
reprodutiva em ambientes tropicais e relação entre a
abundância e a variabilidade latitudinal dos atributos
populacionais na costa do Chile**

Patricio Alejandro Hernáez Bové

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Doutor em Ciências, Área: Biologia Comparada

**RIBEIRÃO PRETO / SP
2014**

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP-DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Estado taxonômico e história de vida de *Callichirus*
seilacheri (Bott, 1955) (Decapoda, Axiidea,
Callianassidae) na costa do Pacífico Leste: ecologia
reprodutiva em ambientes tropicais e relação entre a
abundância e a variabilidade latitudinal dos atributos
populacionais na costa do Chile**

Patricio Alejandro Hernández Bové

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Doutor em Ciências, Área: Biologia Comparada
Orientador: Prof. Dr. Ricardo Macedo Corrêa e
Castro

**RIBEIRÃO PRETO / SP
2014**

AUTORIZAÇÃO

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Catálogo da Publicação Serviço de Documentação Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo

Hernández Bové, Patricio Alejandro

Estado taxonômico e historia de vida de *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae) na costa do Pacífico Leste: ecologia reprodutiva em ambientes tropicais e relação entre a abundância e a variabilidade latitudinal dos atributos populacionais na costa de Chile.

Ribeirão Preto, 2014

156 p.

Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada. Departamento de Biologia Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo.

Orientador: Corrêa e Castro, Ricardo Macedo

1. Camarões corruptos. 2. Pacífico este de América. 3. Taxonomia. 4. Padrões latitudinais. 5. Biologia reprodutiva.

Dedicatória

Para minha mãe ***Julia Bové,***
meus filhos ***Vicente e Paula,***
meu irmão ***Mario Hernáez,***
minhas irmãs ***Celia e Patricia Hernáez***
minha amiga e companheira ***Alexandra Gamboa,***
e para todas as comunidades de pescadores de América

Agradecimentos

Ao **Prof. Dr. Fernando L. M. Mantelatto**, quem me brindou a oportunidade de ingressar ao programa de doutorado na USP e me apoio grandemente durante meu primeiro ano no Brasil como meu orientador. A parte de sua equipe de trabalho do **Laboratório de Bioecologia e Sistemática de Crustáceos (LBSC)** (**Ana Francisca, Edivanda, Fabrício, Isabella, Natalia e Nicole**) da **FFCLRP da Universidade de São Paulo** que me brindaram com sua amizade sincera durante quase meus dois primeiros anos de doutorado no Brasil (2010-12). Ao **Prof. Dr. Ricardo M. C. Castro**, **Coordenador do Programa em Biologia Comparada da FFCLRP**, quem me aceito como aluno depois que fui expulso por meu orientador inicial. O **Prof. Dr. Castro** foi muito importante para completar a parte final de meu programa de doutorado (2012-14).

As secretárias dos Programas de Pós-graduação do Departamento de Biologia da FFCLRP da Universidade de São Paulo, as senhoras **Vera Cássia Cicillini de Lucca** (Biologia Comparada) e **Renata Andrade Cavallari** (Entomologia) por toda a sua amizade e ajudas durante todo o meu doutorado, principalmente na organização dos tramites legais quando eu estava fora do país.

Agradecimentos a todos da equipe do **Laboratório de Ictiologia (LIRP)** (**André, Ana Carla, Claudia, Dahyes, Fernando, Gustavo, Hertz, Marcela, Murilo, Osmar, Thiago, Vanessa, Verônica e William**) da **FFCLRP da Universidade de São Paulo** que compartilharam comigo os últimos dois anos do meu curso de doutorado e me brindaram com a sua amizade. Especiais agradecimentos ao **Ph.D. cand. Thiago N. A. Pereira** por me ajudar sempre com a parte administrativa, quando necessário. Também muitos agradecimentos ao **Ph.D. cand. Pereira** por me ajudar a revisar as versões em português dos capítulos 1 e 2 desta tese. Do mesmo modo, muitos

agradecimentos ao **Dr. André Esguicero** por me ajudar na revisão das versões em português dos capítulos 3 e 4 desta tese. Para **Thiago** e **André** meus profundos agradecimentos por brindarem-me com sua amizade e ajuda. Ao **Prof. Dr. Flavio Bockmann (LIRP)** da **FFCLRP** da **Universidade de São Paulo** por brindar-me a sua amizade e por também receber-me como aluno PAE na disciplina de Zoologia de Vertebrados.

Em geral, ao Programa de **Pós-Graduação em Biologia Comparada**, seus coordenadores durante o período de meu doutorado, membros do conselho, professores e funcionários tanto do **Departamento de Biologia da FFCLRP** como de outras faculdades, onde fui para tomar aulas. A cada um dos integrantes do meu comitê de tese por seus valiosos comentários. Ao **Prof. Dr. John Campbell McNamara** pela revisão e comentários feitos nos relatórios prévios à apresentação da minha obra final de tese. Ao **Prof. Dr. Marcos Tavares** do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo por brindar-me o seu apoio e amizade durante todo o meu programa de doutorado.

Ao **Serviço Social da Prefeitura do Campus Universitário de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo** pelo apoio e concessão da moradia durante todo o meu doutoramento. Em especiais agradecimentos, a **Marília Equi Martins** (Assistente Social) por brindar-me todo seu apoio e sua amizade durante o período mais difícil do meu doutoramento.

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes-Brasil)** e à **Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT-Chile)** pelas bolsas de doutorado concedidas durante a primeira e segunda parte de meu curso de doutoramento. Este projeto de doutorado (coletas, viagens e estágios) foi praticamente financiado quase em sua totalidade com o dinheiro

procedente das diferentes bolsas de estudo que eu recebi durante minha permanência como aluno do programa.

À **Profª. Dra. Adarli Romero** da **Universidad de Costa Rica** por me receber em seu laboratório durante os estágios acadêmicos feitos na Costa Rica. Também, estou muito agradecido por todo seu apoio e amizade durante os momentos mais difíceis de meus estágios na América Central. À **Prof. M.Sc. Rita Vargas** por me receber em seu laboratório, quando visitei o **Museu de Zoología da Universidad de Costa Rica**. Ao **Prof. Dr. Jorge Cortés** do **Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología da Universidad de Costa Rica** por me convidar a realizar várias palestras sobre as minhas investigações na América Central e por brindar-me a sua amizade.

A meus amigos, **M.Sc. Alberto González** e **M.Sc. Johanna Segovia** do **Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMARES)** da **Universidad de El Salvador**, San Salvador (El Salvador) por me ajudar a chegar à localidade-tipo de *Callichirus seilacheri* e por brindar-me a sua amizade durante minha visita a El Salvador na América Central.

Agradeço a toda minha família e meus amigos que sempre me apoiaram durante a minha formação acadêmica. À minha amiga **Ingrid Escalona** que me emprestou seu carro, a primeira vez que fui ao Chile coletar material biológico e à minha irmã **Celia Hernández** quem me deu um empréstimo de dinheiro, ambas foram fundamentais para realização das coletas latitudinais ao longo da costa do Chile. A todas aquelas pessoas que me ajudaram com muitos conselhos durante minha longa viagem de 28 dias (~7200 km) pela costa do Chile, em 2011. Durante esta viagem, eu pude perceber a fortaleza do povo chileno que se levantou depois de sofrer os embates da natureza durante do terremoto em 2010.

Agradecimentos muito especiais a minha colega, amiga e parceira **Bach. Alexandra Gamboa González** por sua ajuda durante os dois anos de amostragem que realizei na costa da América Central. Por seus excelentes desenhos científicos que preparou para descrever a morfologia de *Callichirus seilacheri* e *C. garthi*, os quais sem dúvida, aportaram à qualidade aos capítulos 1 e 2 desta tese. Por seu permanente interesse em manter uma discussão profunda sobre os principais aspectos da história de vida das diferentes espécies de camarões corruptos. Por escutar-me e por me acompanhar na maioria das minhas atividades de coleta de material biológico ao longo da costa do Pacífico da Costa Rica, Nicaragua e El Salvador. Com **Alexandra** estarei sempre grato.

Sumário

Resumo geral	10
General abstract	14
Introdução geral	18
Referências	22
Hipóteses	28
Objetivos gerais	29
Capítulo 1.	30
Tabela 1	39
Figura 1	40
Figura 2	44
Figura 3	46
Figura 4	47
Figura 5	49
Capítulo 2.	55
Figura 1	59
Chave	68
Figura 2	70
Figura 3	72
Figura 4	74
Figura 5	75
Capítulo 3.	81
Figura 1	86
Figura 2	91
Tabela 1	93
Tabela 2	94
Tabela 3	99
Figura 3	100
Figura 4	103
Figura 5	104
Figura 6	105
Figura 7	114
Capítulo 4.	123
Figura 1	129
Tabela 1	131
Figura 2	134
Figura 3	135
Figura 4	137
Tabela 2	138
Figura 5	139
Figura 6	141
Figura 7	143
Tabela 3	148
Conclusões gerais	154
Comentário final	156

Resumo geral

O camarão corrupto *Callichirus seilacheri* foi erigido por Bott (1955) através de uma breve e incompleta descrição carente da maioria das ilustrações sobre as principais estruturas corporais desta espécie. *Callichirus seilacheri* é considerada, atualmente, como o único representante do gênero *Callichirus* na costa do Pacífico Leste. Sua distribuição geográfica abrange um amplo gradiente latitudinal de aproximadamente 50° graus (~13° N - 37° S) desde a praia Los Blancos (localidade-tipo), El Salvador até Lenga na costa de Chile. O estado taxonômico da grande população de *C. seilacheri* tem sido questionado no passado em reiteradas oportunidades. Este questionamento tem relação com a falta de estudos taxonômicos associados com estas populações e com o fato que alguns antecedentes moleculares têm demonstrado que as populações de *Callichirus* da costa do Pacífico de Nicarágua e México são diferentes. Considerando estes antecedentes, o primeiro objetivo do presente estudo foi avaliar o estado taxonômico de *C. seilacheri* na costa do Pacífico Leste da América Central. Para isto, foi coletado material de *C. seilacheri* em diferentes localidades da costa do Pacífico de América Central, incluindo a localidade-tipo desta espécie na costa de El Salvador.

Conforme as observações morfológicas do material coletado, os caracteres diagnósticos de *C. seilacheri* incluem entre outros aspectos: (i) pedúnculos oculares com uma alongada projeção pré-córnea, cujas pontas divergem lateralmente; (ii) segmentos terminais do pedúnculo antênular e antenal com as bases paralelas; e (iii) pereiópodo maior do primeiro par de pereiópodos dos machos adultos com o mero armado de um lóbulo retangular na região ventral anterior e ísquio curvado para baixo com um gancho na margem ventral. Uma das descobertas mais relevantes foi que

todas as fêmeas de *C. seilacheri* têm ambos gonóporos masculino e feminino, o qual representa o primeiro registro de intersexualidade no gênero *Callichirus*.

O segundo objetivo desta tese foi avaliar se a espécie da costa chilena *Callichirus garthi* (Retamal, 1975), considerada como uma sinonímia-junior de *C. seilacheri* da costa do Pacífico da América Central, é uma espécie válida. Para isto, comparou-se o material-tipo de *C. garthi* e outros lotes desta espécie coletados ao longo da costa de Chile (~18° e 37° S) com os espécimes de *C. seilacheri* coletados na localidade-tipo (Playa Los Blancos, El Salvador) e em outras localidades da América Central. A comparação morfológica revelou importantes diferenças morfológicas entre os tipos morfológicos identificados em ambas espécies. Entre as principais diferenças é possível mencionar que *C. garthi* possui as pontas dos pedúnculos oculares paralelas, enquanto que em *C. seilacheri* são divergentes formando um ângulo de 60-70°. Os machos adultos de ambas espécies compartilham quelípodos desiguais na fase adulta, mas somente, *C. seilacheri* tem um gancho sobre a margem ventral do ísquio e um lóbulo meral retangular. A análise morfológica do material biológico coletado em ambas regiões permite concluir que os espécimes coletados ao longo da costa do Chile pertencem à *C. garthi*, enquanto que os exemplares coletados na costa do Pacífico da Costa Rica pertencem à espécie *C. seilacheri*. Conforme a essas informações, *C. garthi* é uma espécie válida. Portanto, sugere-se a separação da grande população de *C. seilacheri* em duas diferentes populações: (i) uma pertencente ao *C. seilacheri* a qual ocorre desde a costa do El Salvador até Costa Rica (~19° N – 08° N), (ii) outra pertencente ao *C. garthi* a qual ocorre entre os 18° S e 37° S da costa chilena.

A hipótese do centro abundância (HCA) é baseada na suposição de que as retrições fisiológicas limitam o desenvolvimento das populações nas bordas do seu

intervalo de distribuição. Com o intuito de testar a validade desta hipótese, espécimes da espécie modelo *Callichirus garthi* foram coletados em sete populações distribuídas ao longo da costa chilena. Em cada população foram avaliados a densidade junto com uma série de atributos populacionais de *C. garthi* (e.g. tamanho máximo do corpo, razão sexual, etc). Os principais resultados revelaram que *C. garthi* foi significativamente menos abundante nas populações locais, perto do centro e aumentou para as bordas norte e sul da sua distribuição na costa do Chile. No extremo sul e norte da distribuição, a estrutura da população foi composta por indivíduos de todos os tamanhos, em contraste com às localidades do centro, onde os indivíduos estavam concentrados em uma faixa de tamanho mais estreita. Surpreendentemente, nas bordas (norte e sul), a razão entre os sexos foi extremamente equilibrada. A abundância local foi levemente correlacionada com a distância entre cada localidade e o rio mais próximo e foi fortemente correlacionada com a estrutura da população. Aparentemente, a proximidade de um rio oferece as condições ideais para que *C. garthi* forme populações densas e equilibradas, o qual seria um reflexo do sucesso a nível individual que esta espécie atinge em direção às bordas. O modelo de distribuição de abundância de *C. garthi* pode ser considerado como uma exceção nas populações naturais devido que na maioria dos estudos prévios nesta matéria o modelo usualmente reportado é o modelo normal de abundância para um dos extremos.

As generalizações acerca do padrão reprodutivo dos invertebrados bentônicos costeiros propõem que as espécies tropicais tenham reprodução do tipo continua, como reflexo das baixas oscilações térmicas ao longo de todo o ano (hipótese de Orton). Com o propósito de testar esta suposição em um ambiente tropical da América, foram realizados durante um ano amostragens mensais em uma população

de *C. seilacheri* da costa do Pacífico de Costa Rica (América Central). Os resultados revelaram que *C. seilacheri* tem uma marcada sazonalidade reprodutiva, a qual contradiz os padrões esperados em regiões tropicais. As fêmeas ovígeras estiveram presentes desde maio até novembro, o que está estatisticamente relacionado com a diminuição da salinidade durante a estação chuvosa. A temperatura não teve influência sobre a periodicidade reprodutiva. Aparentemente, a reprodução em *C. seilacheri* está fortemente relacionada com a variabilidade climática da costa do Pacífico na Costa Rica, sendo desencadeada por oscilações na salinidade. Uma comparação entre *C. garthi* da costa chilena e *C. seilacheri* da costa do Pacífico da América Central revelou importantes diferenças na produção de ovos. *Callinectes seilacheri* produz uma média de quatro menos ovos e menores que *C. garthi* da costa do Chile. A variabilidade nas características reprodutivas (produção e tamanho dos ovos) e de tamanho corporal dos indivíduos observada nestas duas espécies de camarões corruptos sugerem a imposição de importantes restrições fisiológicas dadas principalmente por a temperatura em ambas às regiões da América.

Os aspectos examinados no presente estudo constituem novos antecedentes sobre a taxonomia, morfologia e ecologia em um dos gêneros da família Callinassidae mais representativos nas praias de areia da América. Cada um destas informações pode ser considerado de especial relevância para a conservação das populações de *C. garthi* e *C. seilacheri* no Pacífico Leste. Especialmente, porque ambas espécies são frequentemente recolhidas como isca para a pesca comercial e esportiva em algumas pequenas vilas costeiras.

General abstract

The ghost shrimp *Callichirus seilacheri* was erected by Bott (1955) through a brief and poorly illustrated description. This species is considered as the only one current representative of genus *Callichirus* along the eastern Pacific. Their distribution encompasses approximately 50 degree of latitude, from Los Blancos, El Salvador (13° N) to Lenga, Chile (37° S). The identity of the large population of *C. seilacheri* along the Pacific coast of Americas has been questioned by different researchers whom have indicated the existence of more than one species of *Callichirus* for the Pacific coast of Mexico and the Pacific coast of Costa Rica and Nicaragua. Considering this information, the first focus of this thesis was realize a redescription of *C. seilacheri* based on specimens collected in different localities from Central America, including the type-locality of this species. According to the observations, the diagnostic features of *C. seilacheri* include (i) the eyestalks with elongated precorneal projection with tips diverging laterally; (ii) terminal segments of antennular peduncle and antennal with the parallel base and (iii) adult male with larger cheliped with rough rectangular lobe over anterior ventral margin of merus, ischium curved downward with a hook on ventral margin. All females analyzed herein have both male and female gonopores, thus firstly recorded the presence of intersex within the genus *Callichirus*.

The second objective of this thesis was test whether *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) which is considered as a junior synonymy of *C. seilacheri* constitute a valid species for the eastern Pacific. For this, a full comparison between specimens of the genus *Callichirus* collected along the Pacific coast of Central America and Chilean coast, including the type-locality of *C. seilacheri* and *C. garthi* was realized. The comparison revealed important morphological differences between both species. For example, in *C. garthi* the tips of the eyestalk are parallel while diverge distally

forming an about 60-70° angle in *C. seilacheri*. Adult males of both species share unequal chelipeds; however, only *C. seilacheri* has a hook on ventral margin of ischium and its merus is armed with a rectangular lobe over anterior ventral margin. Additional material collected along the Chilean coast and from different localities from the Pacific coast of Costa Rica allowed confirms the taxonomic status of both species in the Eastern Pacific. All specimens collected along the Chilean coast belong to *C. garthi* while those of Costa Rica fit to form of *C. seilacheri* from El Salvador. According to the results, *C. garthi* is a valid species. Therefore, it is postulated the separation of large population of *C. seilacheri* into two different populations: (i) one belonging to *C. seilacheri* which distributes from Mexico to Costa Rica (~19° – 08° N), (ii) other assigned to *C. garthi* which encompasses, at least, between 18° S – 37° S of the Chilean coast.

The abundant-centre hypothesis (ACH) is based on the assumption that physiological constraints limit populations at the edges of their distributional range. In the third chapter is examined the applicability of the ACH in a marine system by testing whether physiological predictions are reflected in large-scale variations of life-history traits. In order to achieve this information, specimens of *Callichirus garthi* were collected in the intertidal zone at seven sampling sites. In each site we evaluated (i) local abundance, (ii) maximum body size, (iii) sex-ratio, (iv) length-size frequency distribution, and (v) size at maturity. The main outcomes revealed that *C. garthi* is a species of low occurrence which was present in seven of all visited beaches (N = 61). *Callichirus garthi* was clearly less abundant within local populations near the centre and increased towards the northern and southern edges of its distribution. This pattern of abundance was significantly fitted by the abundant edge model. At the southern end and northern of the distribution, population structure was composed by

individuals of all sizes in contrast with localities from the centre where individuals were concentrated in a narrow size range. Surprisingly at the edges (north and south), the sex ratio was extremely balanced. Physical variables (SST, grain size) had not influences on variation of life-history traits; however, the local abundance was slightly correlated with the distance between each locality and the closest river and was strongly correlated with population structure. Overall, the observed pattern was intimately linked with input of nutrients from the closest rivers. The findings allow separate the great population of *C. garthi* along the Chilean coast in two kinds: (A) stable populations (at the border of distribution), and (B) unstable populations (at the centre of distribution). In both cases, the population demography is controlled by dense-dependent factors. The results underline the importance of incorporating ecological, physiological and life-history studies in future tests of the ACH.

Generalizations about breeding patterns of near-shore benthic marine invertebrates have proposed that tropical species have continuous reproduction as a reflection of constant temperature throughout the year (Orton's hypothesis). Based on this assumption, it was analysed the reproductive periodicity and egg production in the intertidal ghost shrimp *Callichirus seilacheri* from the Central Pacific coast of Costa Rica. In order to obtain such information, a total of 449 individuals were collected monthly from December 2011 to November 2012. The results showed that females with ovaries filled with mature oocytes were present throughout the whole year. However, the presence of ovigerous females was restricted to the period between May and November which fits to a seasonal breeding cycle. Apparition of egg-bearing females was statistically correlated with the decrease of salinity detected during rainy season, but not with temperature. Compared to *C. garthi* from temperate waters, *C. seilacheri* produced on the average four times less eggs and smaller.

Variability in reproductive features and body size of these species seem to reflect physiological constraints imposed by temperature in cold and warm regions.

The aspects examined in each chapter of this thesis constitute new antecedents about morphology, taxonomy, and ecology of one of the most representative genus of the family Callinassidae from American coast. Each one of these informations may be considered of especial importance for the management and conservation of the *Callichirus*'s populations from the eastern Pacific. Especially, because both species herein analyzed are frequently collected as bait for commercial and recreational fishing in some small villages along Pacific coast of America.

INTRODUÇÃO GERAL

Estado taxonômico do gênero Callichirus (Stimpson, 1866) no Pacífico Leste

O camarão corrupto *Callichirus seilacheri* foi erigido por Bott (1955) em um dos estudos que mais contribuiu ao conhecimento sobre decápodes da costa do Pacífico da América Central. Esta espécie foi descrita baseada em dois espécimes femininos os quais foram coletados na zona de entre marés de praia Los Blancos em El Salvador na América Central e posteriormente depositados no Museu de Senckenberg, Alemanha (Holótipo SMF 2184, Parátipo SMF 2185). Infelizmente, o autor não proporcionou uma detalhada descrição acerca da maioria das estruturas corporais desta espécie incluindo os desenhos destas estruturas (Bott 1955: p. 48, Fig. 7A-F). Isto impede um adequado conhecimento da sua morfologia e, portanto à realização de comparações com outras espécies do gênero distribuídas na costa Americana incluindo algumas formas que tem sido considerada sinonímia-junior de *C. seilacheri*.

Conforme com a literatura, *C. seilacheri* tem uma ampla distribuição geográfica de aproximadamente 50° graus (~13° N - 37° S) de latitude que abrange desde praia Los Blancos (localidade-tipo), El Salvador até Lenga na costa do Chile. Assim como outros camarões corruptos, as espécies do gênero *Callichirus* são consideradas um importante recurso costeiro devido a sua utilização, sobretudo como isca de pesca comercial e esportiva em muitos pontos ao longo da sua distribuição latitudinal (Hernández & Wehrtmann 2007). O estado taxonômico da grande população de *C. seilacheri* tem sido questionado no passado em diversas oportunidades (e.g. Manning & Felder 1991). Este questionamento tem relação com a falta de estudos taxonômicos associados com estas populações e com o fato que alguns antecedentes moleculares têm demonstrado que as populações de *Callichirus* da costa do Pacífico da Nicarágua e México são diferentes (Felder & Robles 2009).

Durante à década de 1970, Retamal (1975) postulou a *Callianassa garthi* (= *Callichirus garthi*, Manning & Felder 1991) da costa do Chile como uma nova espécie da família Callianassidae no Pacífico Leste. No entanto, Sakai (1999) indicou que a única diferença entre *C. garthi* e a espécie de América Central *C. seilacheri* é a posição do tubérculo submarginal do telso a qual totalmente artificial e depende do ponto de vista do observador (p. 62). Portanto, este autor propõe que *C. garthi* proveniente da costa chilena é sinónimo-júnior de *C. seilacheri* da Costa do Pacífico da América Central o qual mantem se até a atualidade (veja Appeltans *et al.* 2012). Eu discordo com esta interpretação por razões discutidas mais à frente neste mesmo documento e extensamente expostas no capítulo 2 desta tese, às quais permitem diferenciar claramente ambas espécies.

Relação entre o padrão geográfico de abundância e a história de vida de C. garthi

A distribuição local e regional de uma espécie é influenciada por uma série de fatores abióticos e bióticos que em conjunto determinam sua distribuição geográfica (e.g. Andrewartha & Birch 1954, Krebs 1978, Brown 1984, Brown *et al.* 1995, Sagarin & Gaines 2002a). Estes fatores não só afetam a distribuição, mas também geram diferenças na abundância das populações em todo o intervalo de distribuição de uma espécie (Enquist *et al.* 1995, Sagarin & Gaines 2002b). No caso das espécies amplamente disseminadas, o estudo dos padrões geográficos da variação da abundância oferece uma ampla visão sobre os processos subjacentes que moldam a distribuição da população e dos limites de intervalo (Gilman 2006a). Nesse contexto, a Hipótese do Centro da Abundância (HCA) prediz que a abundância de uma espécie deve ser maior no centro do seu intervalo geográfico e por sua vez, diminui nas regiões marginais do gradiente geográfico (Brown 1984, Brown *et al.* 1995, Enquist *et*

al. 1995). Este princípio baseia-se no seu homônimo de Brown (Brown 1984), o qual é uma extensão do conceito de nicho de Hutchinson (Hutchinson 1957), que assume que as condições de vida são ótimas ao centro da distribuição e que a abundância local é um reflexo do sucesso ao nível individual.

Durante a última década, progressos consideráveis têm sido feitos nesta área, permitindo compreender os processos que governam a sobrevivência, crescimento e êxito reprodutivo dos indivíduos dentro de seu intervalo de distribuição (Bas *et al.* 2005, Helmuth *et al.* 2005, Hernández *et al.* 2005). Algumas informações indicam que muitas espécies alcançam uma alta densidade populacional no centro de sua distribuição, decrescendo este valor para as margens de seu intervalo de dispersão (Hipótese do “centro de abundância” de Sagarin & Gaines 2002a). No entanto, recentes revisões têm mostrado que muitas espécies não seguem o Princípio de Brown e que o padrão de abundância pode variar ao longo do intervalo de dispersão geográfica (Sagarin & Gaines 2002b, Gaston 2003, Sagarin *et al.* 2006).

A diferente forma que adquire à distribuição geográfica da densidade reflete variações da história de vida das populações ao longo de seu intervalo de distribuição. Por exemplo, a baixa abundância detectada para o limite polar de uma espécie frequentemente, é associada a um baixo recrutamento provocado pela redução da capacidade reprodutiva dos adultos (e.g. prolongados períodos de incubação e curtas estações reprodutivas) e/ou relacionado com a escassa sobrevivência das larvas e dos juvenis nas bordas da distribuição (Zacherl *et al.* 2003, Gilman 2006a, b, Sanford *et al.* 2006). Pelo contrário, o limite equatorial da distribuição em organismos de entre marés a temperatura pode ser um fator limitante nos indivíduos adultos (Stillman & Somero 2000, Stillman 2002, Sorte & Hofmann 2004, Compton *et al.* 2007). Isto

poderia estar associado com um grande número de aspectos fisiológicos da história de vida, incluindo uma redução do tamanho corporal (Hummel *et al.* 2000).

No capítulo 3 da presente tese, testa-se se a variação geográfica na abundância e as características da história de vida (abundância, o tamanho máximo do corpo por sexo, razão de sexo, a distribuição de frequências de comprimento, tamanho e tamanho na maturidade) de *Callichirus garthi* ao longo da costa chilena (18°–37° S) seguem as previsões propostas pela HCA. Dessa maneira, hipotetiza-se que (i) a variação geográfica da abundância deve seguir a previsão da HCA, e que (ii) os padrões geográficos das características da história de vida de *C. garthi* devem refletir a existência de diferentes mecanismos do controle equatorial (termal/límite fisiológicos) e polar (reprodutivo/límite larval).

Periodicidade reprodutiva de C. seilacheri em águas tropicais

As diferentes abordagens sobre os padrões anuais reprodutivos de invertebrados marinhos bentônicos procedentes de águas frias e quentes, têm identificado dois modos gerais reprodutivos. Um modo para a região tropical, onde a reprodução é um processo contínuo, e outro para a região temperada, onde a reprodução está temporalmente mais restrita a alguns meses do ano (Thorson 1950, Giese & Pearse 1974, Sastry 1983). Esta generalização é baseada na Hipótese de Orton (Orton 1920), a qual prediz que as oscilações de baixa amplitude da temperatura (temperatura constante) nos ambientes tropicais ou quentes favorecem à reprodução contínua ao longo do ano. Em contraste, nas regiões temperadas ou frias, com um regime sazonal de temperatura, a reprodução está limitada aos períodos de alta temperatura da água do mar. Este princípio considera que a temperatura é um fator crucial, a qual governa

o tempo de reprodução em muitas populações de decápodes entremares, procedentes de regiões quentes e frias (e.g. Kinne 1970, Sastry 1983).

Assim, baseado na hipótese de que a constante temperatura registrada nos ambientes tropicais favorece um tipo de reprodução continua (Orton 1920), no último capítulo desta tese trata-se sobre a periodicidade reprodutiva do camarão corrupto *C. seilacheri*, procedente da costa do Pacífico na Costa Rica. Os resultados deste estudo foram comparados com aqueles reportados para outras espécies de calianásidos, para facilitar uma melhor compreensão das estratégias reprodutivas destes camarões em ambientes tropicais.

REFERÊNCIAS

- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954) The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago.
- Appeltans, W., Bouchet, P., Boxshall, G.A., de Broyer, C., de Voogd, N.J., Gordon, D.P., Hoeksema, B.W., Horton, T., Kennedy, M., Mees, J., Poore, G.C.B., Read, G., Stöhr, S., Walter, T.C. & Costello, M.J. (eds) (2012) *World Register of Marine Species*. Available from: <http://www.marinespecies.org> (Accessed July 3 2013).
- Ayón-Parente, M., Hendrickx, M.E., Ríos-Jara, E. & Salgado-Barragán, J. (2013) Records of mud shrimps (Crustacea: Decapoda: Axiidea and Gebiidae) from Pacific Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, doi:10.1017/S0025315413001495
- Bas, C., Luppi, T. & Spivak, E. (2005) Population structure of the South American Estuarine crab, *Chasmagnathus granulatus* (Brachyura: Varunidae) near the

- southern limit of its geographical distribution: comparison with northern populations. *Hidrobiologia*, 537, 217–228.
- Bauer, R.T. & Lin, J. (1994) Temporal patterns of reproduction and recruitment in populations of the penaeid shrimps *Trachypenaeus similis* (Smith) and *T. constrictus* (Stimpson) (Crustacea: Decapoda) from the north central Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182, 205–222.
- Bott, R. (1955) Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. *Senckenberg Biology*, 1, 45–72.
- Brown, J.H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124, 225–279.
- Brown, J.H., Mehlman, D.W. & Stevens, G.C. (1995) Spatial variation in abundance. *Ecology*, 76, 2028–2043.
- Coelho, V., Cooper, R. & Rodrigues, S. (2000) Burrow morphology and behaviour of the mud shrimp *Upogebia omissa* (Decapoda: Thalassinidea: Upogebiidae). *Marine Ecology Progress Series*, 200, 229–240.
- Compton, T.J., Rijkenberg, M.J.A., Drent, J. & Piersma, T. (2007) Thermal tolerance ranges and climate variability: a comparison between bivalves from differing climates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352, 200–211.
- Enquist, B.J., Jordan, M.A. & Brown, J.H. (1995) Connections between ecology, biogeography, and paleobiology: relationship between local abundance and geographic distribution in fossil and recent mollusks. *Evolutionary Ecology*, 9, 586–604.
- Felder, D.L. (2001) Diversity and ecological significance of deep burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of Americas (Decapoda: Thalassinidea). *Interciencia*, 26, 440–449.

- Felder, D.R. & Robles, R. (2009) Molecular phylogeny of the family Callianassidae based on preliminary analyses of two mitochondrial genes. *In*: Martin, J.W., Crandall, K.A. & Felder, D.L. (eds.) *Decapod Crustacean Phylogenetics*. Crustacean Issues. Koenemann, S. (series ed.) Vol. 18. Boca Raton, London, New York: CRC Press, Taylor & Francis Group. p 327–342.
- Gaston, K.J. (2003) *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press.
- Giese, A.C. & Pearse, J.S. (1974) Introduction: General principles. *In*: Giese, A.C. & Pearse, J.S. (eds.) *Reproduction of marine invertebrates. Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans*. New York, NY: Academic Press, p 1–49.
- Gilman, S. (2005a) A test of Brown's principle in the intertidal limpet *Collisella scabra* (Gould, 1846). *Journal of Biogeography*, 32, 1583–1589.
- Gilman, S.E. (2006a) Life at the edge: an experimental study of a poleward range boundary. *Oecologia*, 148, 270–279.
- Helmuth, B., Kingsolver, J.G. & Carrington, E. (2005) Biophysics, Physiological Ecology, and Climate Change: Does Mechanism Matter? *Annual Review of Physiology*, 67, 177–201.
- Hernández, P. & Wehrtmann, I.S. (2007) Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical*, 55, 141–152.
- Hernández, P., Villegas-Jiménez, E., Villalobos-Rojas, F. & Wehrtmann, I.S. (2012) Reproductive biology of the ghost shrimp *Lepidophthalmus bocourti* (A. Milne-Edwards, 1870) (Decapoda: Axiidea: Callianassidae): A tropical species with a seasonal reproduction. *Marine Biology Research*, 8-7, 635–643.

- Hernández, C., Moreno, R. & Rozbaczylo, N. (2005) Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Ecography*, 28, 1–11.
- Hummel, H., Bogaards, R.H., Bachelet, G., Caron, F., Sola, J.C. & Amiard-Triquet, C. (2000) The respiratory performance and survival of the bivalve *Macoma balthica* (L.) at the southern limit of its distribution area: a translocation experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251, 85–102.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Kinne, O. (1970) Temperature. Invertebrates. In: Kinne, O. (ed.). *Marine Ecology*. Chichester, Wiley and Sons, p 407–514.
- Krebs, C. J. (1978) Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, New York.
- Manning, R.B. & Felder, D.L. (1991) Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceeding of the Biological Society of Washington*, 104, 764–792.
- Orton, J.H. (1920) Sea temperature, breeding and distribution of marine animals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 12, 339–366.
- Retamal, M. (1975) Descripción de una nueva especie del género *Callianassa* y clave para reconocer las especies chilenas. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción*, 49, 177–184.
- Rosa-Filho, J.S., Girard, T.C. & Frédou, F.L. (2013) Population dynamics of the burrowing shrimp *Lepidophthalmus siriboia* Felder and Rodrigues, 1993

- (Reptantia: Axiidea: Callianassidae) on the Amazonian coast. *Journal of Crustacean Biology*, 33, 503–511.
- Sagarin, R.D. & Gaines, S.D. (2002a) Geographical abundance distribution of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to test biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography*, 29, 985–997.
- Sagarin, R.D. & Gaines, S.D. (2002b) The abundance center distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5, 137–147.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D. & Gaylord, B. (2006) Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 524–530.
- Sanford, E., Holzman, S.B., Haney, R.A., Rand, D.M. & Bertness, M.D. (2006) Larval tolerance, gene flow, and the northern geographic range limit of fiddler crabs. *Ecology*, 87, 2882–2894.
- Sakai, K. (1999) Synopsis of the family Callianassidae, with keys to subfamilies, genera and species, and the description of new taxa (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Zoologische Verhandelingen*, 326, 1–152.
- Sakai, K. (2005) Callianassoidea of the world (Decapoda: Thalassinidea). *Crustaceana Monographs* 4, Brill, Leiden-Boston, p 286.
- Sakai, K. (2011) Axioidea of the World and a Reconsideration of the Callianassoidea (Decapoda, Thalassinidea, Callianassida). In: Fransen, C.H.J.M. & Vaupel Klein, J.C. von (eds.) *Crustaceana Monographs* Vol. 13. Leiden, Brill. p 520.
- Sastry, A.N. (1983) Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg, F.J. & Vernberg, W.B. (eds) *The Biology of Crustacea* Vol. 8. New York, NY: Academic Press, p 179–270.

- Say, T. (1818) An account of the Crustacea of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1, 235–253.
- Schmitt, W.L. (1935) Mud shrimps of the Atlantic coast of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 93, 1–21.
- Sorte, C.J.B. & Hofmann, G.E. (2004) Changes in latitudes, changes in aptitudes: *Nucella canaliculata* (Mollusca: Gastropoda) is more stressed at its range edge. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 263–268.
- Stillman, J. (2002) Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal Porcelain Crabs, Genus *Petrolisthes*. *Integration and Compilation of Biology*, 42, 790–796.
- Stillman, J. & Somero, G. (2000) A Comparative Analysis of the Upper Thermal Tolerance Limits of Eastern Pacific Porcelain Crabs, Genus *Petrolisthes*: Influences of Latitude, Vertical Zonation, Acclimation, and Phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73, 200–208.
- Stimpson, W. (1866) Descriptions of new genera and species of Macrurous Crustacea from the coasts of North America. *Proceedings of the Chicago Academy of Sciences*, 1, 46–48.
- Thorson, G. (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 25, 1–45.
- Zacherl, D., Gaines, S.D. & Lonhart, S.I. (2003) The limits to biogeographical distributions: insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). *Journal of Biogeography*, 30, 913–924.
- Zimmerman, T.L. & Felder, D.L. (1991) Reproductive ecology of an intertidal brachyuran crab, *Sesarma* sp. (nr. *reticulatum*), from the Gulf of Mexico. *Biological Bulletin*, 181, 387–401.

HIPÓTESES

1.- (H_0) A grande população de *Callichirus seilacheri* ao longo da costa do Pacífico Leste encontra-se separada em duas diferentes populações: (i) uma pertencente à espécie *C. seilacheri* que ocorre principalmente na costa da América Central e (ii) outra pertencente à espécie *Callichirus garthi*, a qual ocorre na costa de América do Sul (veja capítulo 2).

2.- (H_0) A variação geográfica da abundância na população de *Callichirus garthi* ao longo da costa do Chile segue a predição da hipótese do centro de abundância (HCA), e os padrões geográficos das características da história de vida nesta espécie refletem a existência de diferentes mecanismos do controle equatorial (termal/límite fisiológicos) e polar (reprodutivo/límite larval) (veja capítulo 3).

3.- (H_0) As baixas oscilações térmicas ao longo de todo o ano registrada nos ambientes tropicais favorece um tipo de reprodução contínua em *Callichirus seilacheri* na costa da América Central (veja capítulo 4).

OBJETIVOS GERAIS

- Realizar uma descrição completa e ilustrada de *Callichirus seilacheri* baseado em espécimes coletados ao longo da costa do Pacífico da América Central, incluindo a localidade-tipo desta espécie (veja capítulo 1).
- Esclarecer o estado taxonômico de *Callichirus garthi* considerado uma sinonímia junior de *Callichirus seilacheri* (veja capítulo 2).
- Examinar a variação geográfica na abundância e as características da história de vida (abundância, o tamanho máximo do corpo por sexo, razão de sexo, a distribuição de frequências de comprimento, tamanho e tamanho na maturidade) de *Callichirus garthi* ao longo da costa chilena (veja capítulo 3).
- Analisar a periodicidade reprodutiva do camarão corrupto *Callichirus seilacheri* em um ambiente tropical (veja capítulo 4).

Capítulo 1

Redescrição do camarão corrupto *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae) da costa do Pacífico da América Central: o primeiro caso de intersexualidade no gênero *Callichirus*

Resumo. O camarão corrupto *Callichirus seilacheri* foi erigido por Bott (1955) através de uma breve e incompleta descrição que carece da maioria das ilustrações sobre as principais estruturas corporais. O presente estudo fornece uma completa descrição desta espécie baseado em material coletado ao longo da costa do Pacífico da América Central, incluindo a localidade-tipo de *C. seilacheri*. Conforme com o presente estudo os caracteres diagnósticos de *C. seilacheri* incluem os pedúnculos oculares com uma alongada projeção pré-corneal, cujas pontas divergem lateralmente; segmentos terminais do pedúnculo antênular e antenal com as bases paralelas; margem ventral do Mxp3 arredondado com uma depressão distal em forma de “v”; pereiópodo maior do primeiro par de pereiópodos dos machos adultos com o mero armado de um lóbulo retangular na região ventral anterior e ísquio curvado para baixo com um gancho na margem ventral. Pleópodo 1 das fêmeas com o segmento distal achatado em forma de pá; Plp2 com apêndice interno projetado desde a margem do endópodo como um dedo. Todas as fêmeas analisadas neste estudo tiveram ambos gonóporos masculina e feminina, o qual representa o primeiro registro de intersexualidade no gênero *Callichirus*.

Palavras chaves: Callianassidae, *Callichirus seilacheri*, descrição, Pacífico Leste

Resumen. El camarón fantasma, *Callichirus seilacheri*, fue erigido por Bott (1955) a través de una breve e incompleta descripción carente de muchas de las figuras que

representan la morfología de esta especie. El presente estudio provee una completa descripción de *C. seilacheri* basado en especímenes colectados a lo largo de la costa del Pacífico de América Central, incluyendo la localidad tipo de esta especie. De acuerdo con los resultados los caracteres diagnósticos que definen a *C. seilacheri* son entre otros la presencia de pedúnculos oculares provistos de una elongada proyección precorneal cuyas puntas son lateralmente divergentes; margen basal del último segmento del pedúnculo anténular y antenal paralelos; margen ventral del Mxp3 redondeado y con una hendidura distal en forma de “v”; quelípodo mayor del macho adulto con un lóbulo rectangular sobre el margen ventral del mero y un isquio curvado hacia abajo provisto de un gancho sobre el margen ventral. Pleópodo 1 de las hembras con el último segmento en forma de pala; Plp2 con apéndice interno proyectado desde el margen del endópodo en forma de dedo. Todas las hembras analizadas en este estudio presentaron un gonoporo masculino y femenino lo que en este caso constituye el primer reporte sobre intersexualidad en el género *Callichirus*.

Palabras claves: Callianassidae, *Callichirus seilacheri*, descripción, Pacífico Este

Abstract. The ghost shrimp, *Callichirus seilacheri*, was erected by Bott (1955) with a brief and incomplete description which lacks most of the structures about the morphology of this species. Present study provides a full description and illustration about this species, based on specimens collected along the Pacific coast of Central America, and the type locality of *C. seilacheri*. The diagnostic features of *C. seilacheri* include the eyestalks, with elongated precorneal projection, tips diverging laterally; terminal segments of antennular peduncle and antennal with the parallel base; ventral margin of Mxp3 ventrally expanded, with a distal v-shaped depression; adult male with larger cheliped that have rough rectangular lobe over anterior ventral

margin of merus, ischium curved downward with a hook on ventral margin. Pleopod 1 of females with distal segment flattened with shovel-shaped; Plp2 with appendices *internae* projecting from margin of endopod like a finger. All females analyzed herein have both male and female gonopores, thus firstly recorded the presence of intersex within the genus *Callichirus*.

Key words: Callianassidae, *Callichirus seilacheri*, description, Eastern Pacific

Introdução

O camarão corrupto *Callichirus seilacheri* foi erigido por Bott (1955) através do estudo que mais tem contribuído ao conhecimento sobre decápodes da costa do Pacífico da América Central. Esta descrição foi baseada em dois espécimes femininos os quais foram coletados na zona de entre marés de praia Los Blancos, El Salvador, na América Central e, posteriormente, depositados no Museu de Senckenberg, Alemanha (Holótipo SMF 2184, Parátipo SMF 2185). Apesar dos grandes avanços, ainda carece de muita informação acerca da morfologia desta espécie, incluindo as ilustrações destas estruturas (Bott 1955: p. 48, Fig. 7A-F), o qual dificulta qualquer tipo de comparação com outras espécies do gênero *Callichirus*.

Em 1986, Manning & Felder (1986) estudaram o material-tipo desta espécie. Neste documento, os autores proporcionaram as primeiras ilustrações do terceiro maxilípede e abdômen de *C. seilacheri* (p. 441, Figs. 3B, E). Curiosamente, estes autores mencionaram que o material-tipo de *C. seilacheri* corresponde a um macho (Manning & Felder 1986: p. 441), o qual contradizem à informação original fornecida por Bott (Bott 1955: p. 49). Pouco tempo depois, Sakai (1999) confirmou que o holótipo de *C. seilacheri* é uma fêmea e publicou as primeiras ilustrações do pereiópodo maior de um macho adulto da costa peruana (p. 63, Figs. 12C-F).

Recientemente Ayón-Parente *et al.* (2013) publicarem uma completa descrição de espécimes identificados como *C. seilacheri* da costa do Pacífico mexicano. No entanto, os autores reconhecem que tem dúvidas respeito da identidade real do material analisado por eles devido aos grandes problemas taxonômicos que existem neste grupo no Pacífico Leste. Desse modo, o presente estudo oferece uma descrição completa e ilustrada de *C. seilacheri* baseado em espécimes coletados ao longo da costa do Pacífico da América Central, incluindo a localidade-tipo desta espécie. Os resultados deste artigo constituem um aporte ao conhecimento taxonômico de uma das espécies mais representativas do gênero *Callichirus* da costa do Pacífico da América.

Materiais e métodos

Os camarões corruptos da espécie *C. seilacheri* foram coletados na zona entremarés ao longo da costa do Pacífico da América Central, incluindo a localidade-tipo de esta espécie (praia Los Blancos). Os espécimes foram capturados usando uma bomba manual de sucção (77 mm diâmetro, 100 cm comprimento). Posteriormente, os camarões foram lavados e fixados em álcool (75%), até sua análise em laboratório. O material coletado pretende-se depositar no Museo de Zoología da Universidad de Costa Rica (MZUCR), Costa Rica. Adicionalmente, foi analisado o material atribuído à *C. seilacheri* previamente depositado neste museu (MZUCR 2156-01, 2246-02). As ilustrações e medições do material analisado foram feitas usando um estereoscópio (Leitz) equipado com câmara lúcida e ocular com micrômetro. O tamanho dos espécimes foi descrito como o comprimento total (CT em mm) medido desde a ponta do rostro ao final do telso e, como comprimento da carapaça (CC em mm) desde a ponta do rostro até parte posterior média da carapaça. Outras abreviaturas usadas neste trabalho incluem: A1, antênula; A2, antena; Mxp3, terceiro maxilípede; Mxp2,

segundo maxilípede; Mxp1, primeiro maxilípede; P1, pereiópodo 1; P2, pereiópodo 2; P3, pereiópodo 3; P4, pereiópodo 4; P5, pereiópodo 5; Plp1, pleópodo 1; Plp2, pleópodo 2; coll., coletor.

Taxonomia

Família Callianassidae (Dana, 1852)

Gênero *Callichirus* (Stimpson, 1866)

Callichirus seilacheri Bott, 1955

Figs. 1-5

Callianassa seilacheri Bott, 1955: 48, Figs 7a-f; *Callichirus seilacheri*, Manning & Felder 1986: 441, figs 3a-f; *Callichirus seilacheri*, Sakai 1999: 62, figs 12a-f; *Callichirus seilacheri*.

Material analisado. El Salvador: Praia Los Blancos (13°19'38" N – 88°58'10" O), coll. P. Hernández & A. Gamboa, 22 de Julho de 2013: fêmea (CT: 66.1 mm, CC: 16.8 mm), fêmea (CT: 80.1 mm, CC: 19.6 mm), macho (CT: 61.8 mm, CC: 16.3 mm), fêmea (CT: 82.3 mm, CC: 20.0 mm), fêmea (CT: 81.6 mm, CC: 20.2 mm), fêmea (CT: 39.3 mm, CC: 9.7 mm), macho (CT: 35.5 mm, CC: 8.4 mm), fêmea (CT: 106.1 mm, CC: 22.8 mm), fêmea (CT: 69.7 mm, CC: 20.6 mm), fêmea (CT: 103.2 mm, CC: 24.1 mm) (MZUCR 0000-00). **Costa Rica:** Mangue de Tivives (09°52'26" N – 84°42'19" O), Puntarenas, costa do Pacífico central, coll. A.B. Williams, 15 de Setembro de 1995: macho (CT: 71.3 mm, CC: 15.4 mm) (MZUCR 2156-01). Porto de Caldera (09°55'08" N – 84°42'47" O), Puntarenas, costa do Pacífico central, coll. R. Heard, R. Vargas, O. Breedy & E. Ruiz, 28 de Abril de 1998: fêmea (CT: 31.7 mm, CC: 7.0 mm), fêmea (CT: 37.8 mm, CC: 9.3 mm), macho (CT: 35.9 mm, CC: 7.8 mm), macho (CT: 40.1 mm, CC: 10.5 mm), macho (CT: 33.3 mm, CC: 7.1 mm),

fêmea (CT: 37.1 mm, CC: 8.3 mm), fêmea (CT: 38.8 mm, CC: 8.0 mm), macho (CT: 32.1 mm, CC: 7.4 mm), fêmea (CT: 33.9 mm, CC: 7.1 mm), macho (CT: 42.1 mm, CC: 9.8 mm), macho (CT: 35.4 mm, CC: 8.5 mm), macho (CT: 41.4 mm, CC: 10.9 mm), fêmea (CT: 34.5 mm, CC: 9.1 mm), macho (CT: 32.1 mm, CC: 8.2 mm), macho (CT: 49.1 mm, CC: 13.8 mm), macho (CT: 43.7 mm, CC: 11.6 mm), fêmea (CT: 47.8 mm, CC: 11.6 mm), macho (CT: 35.5 mm, CC: 8.2 mm), macho (CT: 33.7 mm, CC: 8.8 mm), macho (CT: 45.9 mm, CC: 10.9 mm), fêmea (CT: 34.1 mm, CC: 8.3 mm), macho (CT: 37.5 mm, CC: 9.6 mm), fêmea (CT: 37.1 mm, CC: 9.9 mm), macho (CT: 30.6 mm, CC: 7.0 mm), macho (CT: 38.5 mm, CC: 10.5 mm), macho (CT: 44.4 mm, CC: 10.9 mm), fêmea (CT: 40.6 mm, CC: 9.7 mm), macho (CT: 32.7 mm, CC: 6.7 mm), fêmea (CT: 38.4 mm, CC: 9.4 mm), macho (CT: 44.1 mm, CC: 11.1 mm), fêmea (CT: 42.5 mm, CC: 9.3 mm), macho (CT: 33.4 mm, CC: 7.8 mm), fêmea (CT: 45.1 mm, CC: 10.9 mm), fêmea (CT: 45.5 mm, CC: 10.5 mm), macho (CT: 41.3 mm, CC: 9.6 mm), macho (CT: 40.8 mm, CC: 10.9 mm), macho (CT: 37.1 mm, CC: 8.0 mm), macho (CT: 34.3 mm, CC: 10.1 mm), macho (CT: 37.8 mm, CC: 9.4 mm), fêmea (CT: 43.1 mm, CC: 9.7 mm), macho (CT: 51.0 mm, CC: 11.4 mm), macho (CT: 42.7 mm, CC: 8.6 mm), fêmea (CT: 31.7 mm, CC: 7.0 mm) (MZUCR 2246-02).

Mata de Limón (09°55'12" N – 84°42'37" O), Puntarenas, costa do Pacífico central, coll. P. Hernández & A. Gamboa, 10 de Junho de 2012: macho (CT: 55.1 mm, CC: 8.2 mm), macho (CT: 41.8 mm, CC: 9.4 mm), macho (CT: 62.9 mm, CC: 11.7 mm), macho (CT: 58.8 mm, CC: 12.3 mm), macho (CT: 57.4 mm, CC: 12.5 mm), macho (CT: 56.1 mm, CC: 12.5 mm), macho (CT: 68.7 mm, CC: 12.8 mm), macho (CT: 65.9 mm, CC: 13.4 mm), macho (CT: 76.3 mm, CC: 13.4 mm), macho (CT: 55.1 mm, CC: 13.4 mm), macho (CT: 68.4 mm, CC: 13.5 mm), macho (CT: 67.2 mm, CC: 13.7 mm), macho (CT: 71.6 mm, CC: 14.1 mm), macho (CT: 60.5 mm, CC: 14.2 mm),

macho (CT: 68.7 mm, CC: 14.5 mm), fêmea (CT: 38.5 mm, CC: 8.6 mm), fêmea (CT: 49.2 mm, CC: 9.1 mm), fêmea (CT: 45.9 mm, CC: 9.5 mm), fêmea (CT: 44.1 mm, CC: 10.1 mm), fêmea (CT: 62.7 mm, CC: 12.1 mm), fêmea (CT: 60.6 mm, CC: 12.5 mm), fêmea (CT: 68.3 mm, CC: 13.1 mm), fêmea (CT: 67.9 mm, CC: 13.4 mm), fêmea (CT: 67.1 mm, CC: 13.5 mm), fêmea (CT: 69.7 mm, CC: 13.8 mm), fêmea (CT: 63.5 mm, CC: 13.9 mm), fêmea (CT: 73.5 mm, CC: 13.9 mm), fêmea (CT: 66.6 mm, CC: 14.1 mm), fêmea (CT: 78.1 mm, CC: 14.4 mm), fêmea ovigera (CT: 67.2 mm, CC: 14.6 mm), fêmea (CT: 65.5 mm, CC: 14.9 mm) (MZUCR 0000-00).

Diagnoses (modificado de Bott 1955 e Sakai 1999 baseado em material tipo feminino; modificações mostradas em negrito). Carapaça com rostro triangular e um par de anterolaterais projeções. Pedúnculos oculares ultrapassam o segmento 1 da antênula através de uma projeção pré-corneal alongada, **pontas divergentes lateralmente**, córnea pequena e arredondada. Pedúnculo de A1 muito mais longo e **grosso** que pedúnculo A2, **base de segmento terminal do pedúnculo antenular e antenal paralelas, margem dorsal do primeiro e segundo segmento antenular sem cerdas.** Mxp3 sem exópodo, **margem ventral arredondada com uma depressão distal em forma de “v”.** P1 desigual nos machos adultos, **sub igual nas fêmeas.** Quelípodo maior **dos machos adultos** com ísquio, mero e carpo **extremamente** alongados; pinça alongada; **mero armado com um lóbulo rectangular rugoso sobre a região anterior; ísquio curvado para baixo com um gancho sobre à margem ventral; dactilo dentado, ponta bífida e curvada para baixo; mero do quelípodo menor com borda ventral dentado. P1 das fêmeas de forma similar ao quelípodo menor do P1 dos machos;** P2 com à região anterior da palma arredondada; própodo do P3 em forma de folha e muito mais ampla que à porção distal do carpo. Somitos

abdominais 3-5 com um padrão tipo escultura na região dorsal. Plp1 dos machos **bi-segmentado, segmento distal com isoladas cerdas sobre a margem posterior, um espinho sobre a ponta do segmento terminal**; Plp2 bi-lobulado, endópodo sem apêndice interno e masculino. Telso bi-lobulado e arredondado, mais amplo que comprido, **dorsalmente dividido em duas regiões laterais globosas, as quais são separadas por uma depressão central que possui um tubérculo submarginal com a ponta truncada, localizado quase na margem posterior côncava**. Exópodo do urópodo arredondado, distalmente com um dente forte sobre a base, endópodo do urópodo em forma de cinto.

Redescrição. Carapaça com rosto triangular baixo e um par de projeções anterolaterais, processo dorsal oval e sulco cervical conspícuos, *linea thalassinica* completa (Fig. 1A, B). Pedúnculos oculares excedem o segmento 1 do pedúnculo antenular (A1) através de uma projeção pré-corneal, as pontas divergem lateralmente formando um ângulo de 60-70°, córnea pequena e arredondada (Fig. 1B). Pedúnculo antenular obviamente mais longo e grosso que antenal, segmentos terminais da antênula e antena com a base paralela. Pedúnculo antenular com densas e longas cerdas sobre a margem ventral, margem dorsal do primeiro e segundo segmento antenular sem cerdas, segmento terminal aproximadamente 2,5 vezes o comprimento do penúltimo segmento, dois flagelos por antênula (Fig. 1B). Segmento terminal da antena quase do mesmo comprimento que o penúltimo segmento, escafocerito reduzido, flagelo antenal aproximadamente 2,5 vezes o comprimento do flagelo antenular, orifício da glândula antenal (=glândula verde) grande e visível sobre a base do pedúnculo (Fig. 1B).

Mandíbula com palpo de três segmentos, segmento terminal com numerosos espinhos curvados, os quais proximalmente tem a aparência de cerdas alongada; porção incisiva com catorze dentes bem separados, sete deles são de grande tamanho, processo molar com dois pequenos e truncados dentes laterais (Fig. 1C). Maxílula com enditos separados em um lóbulo proximal amplo e outro distal alongado; margem lateral do lóbulo proximal com pente de cerdas, parte distal arredondada e ornamentada com fortes espinhos; lóbulo distal armado com numerosos espinhos sobre a margem laterodistal; palpo com dois artículos, segmento distal flexionado (Fig. 1D). Maxila com escafocerito amplamente oval, fortemente desenvolvido, margem superior arredondado; palpo medial delgado gerando um apêndice em forma de pé, o qual tem muitas cerdas na ponta; endito inferior e superior lobulados (Fig. 1E).

Primeiro maxilípede (Mxp1) com endópodo oval e extremadamente reduzido; endito simples com ampla banda de pacotes de densas cerdas sobre a parte externa, exópodo amplamente arredondado armado com um grande epipodito em forma de folha (Fig. 1F). Segundo maxilípede (Mxp2) densamente coberto de cerdas, dátilo amplamente arredondado com catorze espinhos sobre a margem distal, própodo expandido na parte distal armado com numerosas cerdas alongadas, carpo extremadamente curto, mero grande, sendo aproximadamente o comprimento do carpo e própodo juntos, mero com amplas franjas de cerdas sobre a margem interna, exópodo delgado em forma de folha, epipodito delgado (Fig. 1G). Terceiro maxilípede (Mxp3) em forma de opérculo com grande concentração de cerdas, exópodo ausente, própodo e carpo ventralmente expandidos; dátilo em forma de dedo; própodo ligeiramente mais amplo que longo, o margem ventral arredondada

com uma depressão distal em forma de “v”; mero e ísquio conformam uma estrutura semelhante a um prato (Fig. 1H). Formula branquial é amostrada na tabela 1.

TABELA 1. Fórmula branquial do camarão corrupto *Callichirus seilacheri*.

	Maxilípodos			Pereiópodos				
	1	2	3	1	2	3	4	5
Exópodos	1	1	-	-	-	-	-	-
Epípodos	1	1	-	-	-	-	-	-
Podobranquias	-	-	-	-	-	-	-	-
Arthrobrânquias			2	2	2	2	2	-
Pleurobrânquias	-	-	-	-	-	-	-	-

Pereiópodos 1 dos machos adultos desiguais, quelípodo maior, aproximadamente 0,7 vezes o comprimento total do corpo; ísquio, mero e carpo extremamente alongados; ísquio curvado para baixo com um gancho sobre à margem ventral; superfície externa e interna do ísquio coberta com tubérculos como a superfície externa do mero; mero armado com um lóbulo retangular localizado sobre à margem ventral anterior; carpo de aproximadamente 2 vezes o comprimento do mero, margem dorsal e ventral fortemente dentadas; própodo aproximadamente 1,5 vezes o comprimento do carpo, margem ventral conspicuamente dentado; borda cortante do dedo fixo liso; dactilo claramente dentado com 3-5 dentes pequenos e um dente grande e quadrado proeminente, o qual aparentemente ajusta-se com uma depressão na base, ponta bifida curvada para baixo, tubérculo subterminal grande sobre à margem dorsal (Fig. 2A).

FIGURA 1. *Callichirus seilacheri*, topotipo, macho adulto. A, vista lateral esquerda; B, região anterior da carapaça; C, mandíbula vista medial direita; D, maxílula vista medial direita; E, maxila vista medial direita; F, maxilípede 1 vista lateral direita; G, maxilípede 2 vista lateral esquerda; H, maxilípede 3 vista lateral esquerda. A, B, escala igual a 1.0cm; C-H, escala igual a 1.0mm.

Quelípodo menor aproximadamente à metade do comprimento da garra maior; ísquio ventralmente curvado; mero romboidal ligeiramente mais curto que o ísquio com isoladas cerdas sobre a margem ventromesial, margem ventral ligeiramente convexo e com a borda ventral dentada; carpo com margens laterais paralela, margem ventral com tufo de cerdas; palma similar em comprimento que o dedo fixo, margem ventral com abundantes tufo de cerdas, dedo fixo com dezesseis denticulos sobre a borda cortante, os quais se reduzem distalmente em tamanho; dactilo ligeiramente mais longo que a palma, e estende-se mais lá da margem distal do dedo fixo, borda cortante armada com 16 dentes, margem dorsal com isoladas cerdas (Fig. 2B).

Segundo pereiópodo quelado, margens ventrais do mero, carpo e própodo coberto com longas cerdas, as quais se distribuem desde o dactilo ao própodo (Fig. 2C). Dactilo delgado em comparação à largura máxima do própodo; própodo amplamente triangular; carpo triangular aumentando em espessura distalmente, aproximadamente $\frac{3}{4}$ do comprimento do mero; mero convexo na região anterior, diminuindo em espessura distalmente; ísquio aproximadamente $\frac{1}{3}$ do comprimento meral (Fig. 2C). Dactilo e própodo do terceiro pereiópodo densamente piloso; dactilo triangular com dois sulcos sobre a margem dorsal; própodo com forma cônica e arredondada no lóbulo posterior; carpo aumentando em espessura distalmente, subigual em comprimento que mero; ísquio aproximadamente $\frac{1}{3}$ do comprimento meral (Fig. 2D). Quarto pereiópodo ligeiramente subquelado; dactilo oval com dois sulcos sobre a margem dorsal, aproximadamente $\frac{1}{2}$ do comprimento do própodo, este último densamente coberto com tufo de cerdas; própodo $\frac{2}{3}$ o comprimento do carpo; carpo aumentando em espessura distalmente, mais curto em relação ao mero; mero e ísquio com bordas paralelas (Fig. 2E). Quinto pereiópodo quelado, dactilo e própodo apicalmente como uma colher, armado com minúsculos dentes sobre as bordas

cortantes; dátilo e própodo densamente pilosos; própodo ligeiramente expandido distalmente, mais curto que carpo; mero mais longo que ísquio, este último extremamente curto (Fig. 2E).

Primeiros dois segmentos abdominais lisos e suaves, primeiro de forma triangular, juntando-se com a carapaça através de uma porção delgada; segundo segmento abdominal mais longo que outros segmentos do abdômen (Fig. 2G). Telso bi-lobulado e arredondado, mais ampla que comprido dorsalmente dividido em duas regiões laterais globosas separadas por uma depressão central que possui um tubérculo submarginal distal com a ponta truncada, margem posterior do telso côncava, longos tufo de cerdas sobre cada margem lateral convexo (Fig. 2H). Exópodo do urópodo arredondado distalmente, coberto de longas cerdas sobre a margem distal, com uma projeção espinhosa sobre a base; endópodo do urópodo em forma de cinto, subtriangular, com uma banda ampla de densas cerdas na margem distal; margem ventral côncava (Fig. 2H). Pleópodo 1 bi-segmentado, segmento distal extremadamente curto, um espinho sobre a ponta, margem distal com numerosas cerdas (Fig. 3A); Plp2 bilobado, sem apêndice interno o masculino; endópodo e exópodo similares em comprimento e ambas sem cerdas, endópodo mais grosso que exópodo (Fig. 3B). Terceiro ao quinto pleópodo similares em forma, exópodo mais longo que endópodo e exópodo em forma de folha, borda externa pilosa; endópodo triangular, borda coberta com curtas cerdas, apêndice interno embebido na sua superfície (Fig. 3C).

Descrição da fêmea. Forma geral do corpo e quelípodos 2-5 similar aos machos (Fig. 1A, 2C-F). Primeiro par do pereiópodos sub iguais, quelípodo aproximadamente 0,4 vezes o comprimento total do corpo, forma e ornamentação similares ao quelípodo

menor dos machos (Fig. 2B). Primeiro pleópodo com um solo artículo composto de três segmentos; segmento distal achatado em forma de pá, inserido obliquamente no penúltimo segmento, margem distal arredondada coberta com curtas cerdas plumosas; segundo segmento aproximadamente 1,5 vezes o comprimento da base, ambos segmentos cobertos de cerdas alongadas, as quais são plumosas desde à metade até a parte distal (Fig. 3D); Plp2 bilobado com apêndice interno projetado desde à margem do endópodo similar a um dedo, endópodo e exópodo cobertos densamente com longas cerdas plumosas, endópodo mais longo e grosso que exópodo (Fig. 3E). Aberturas genitais (gonóporos) presentes na coxa do P3 e P5 de todas as fêmeas ao longo de toda sua ontogenia (Fig. 4A-D).

Tamanho. Comprimento total, machos 30.6 e 76.3 mm; fêmeas 31.7 e 106.1 mm.

Cor. Carapaça transparente e hialina; quelípodos brancos, exceto pela cor laranja pálido nas partes laterais das patas; primeiro e segundo somitos abdominais transparentes, ovário de cor laranja até vermelho intenso, dependendo do estágio do desenvolvimento da gônada, visível através da região abdominal em fêmeas maduras; telso branco e hialino.

Localidade tipo. Praia Los Blancos (13°19' N – 88°58' O), El Salvador, América Central.

FIGURA 2. *Callichirus seilacheri*, topotipo, macho adulto. A, quelípodo maior vista lateral esquerda; B, quelípodo menor vista lateral direita; C, pereiópodo 2 vista lateral esquerda; D, pereiópodo 3 vista lateral esquerda; E, pereiópodo 4 vista lateral esquerda; F, pereiópodo 5 vista lateral esquerda; G, somito abdominal 1-5 vista dorsal; H, sexto somito abdominal e telso vista dorsal. A, B, G, H, escala igual a 1.0cm; C-F, escala igual a 1.0mm.

Intervalo de distribuição conhecido e habitat. Do Estuário de Pérula, Bahia Chamela, Jalisco, México (19°59' N - 105°29' O) até Caldera (09°55' N - 84°42' O), Costa Rica. Muito comum na zona de entre mares em praias de tamanho de grau médio. Esta espécie constrói tocas simples, i.e. uma única saída, as quais geralmente são habitadas por um indivíduo.

Variações. A forma e tamanho do primeiro par quelípodos dos machos são variáveis desde a etapa juvenil até fase de adulto. No estágio juvenil, a relação entre o comprimento de ambos pereiópodos de P1 é relativamente isométrica, o qual muda drasticamente após da puberdade. Na etapa adulta, os machos têm um dos dois quelípodos do primeiro pereiópodos extremamente alongado (Figs. 1A, 2A, B). As fêmeas, por sua vez, têm quelípodos sub iguais ao longo de toda a sua ontogenia. Isto gera um evidente dimorfismo sexual entre as fêmeas e os machos adultos. Machos têm um par de gonóporos sobre a quinta coxa (Fig. 5A-D), enquanto que, as fêmeas têm gonóporos supranumerários através de toda sua ontogenia; ou seja, aberturas genitais masculinas sobre a quinta coxa e femininas sobre a terceira coxa (Fig. 3A-D). O gonóporo masculino das fêmeas é achatado (Fig. 3D) enquanto que, nos machos, o gonóporo é como uma papila (Fig. 5D). Primeiro e segundo pleópodo com um claro dimorfismo sexual através de toda a ontogenia de cada sexo (Fig. 2H, I, L, M).

FIGURA 3. *Callichirus seilacheri*. A, pleópodo 1 esquerdo macho vista anterior ; B, pleópodo 2 direito macho vista anterior; C, pleópodo 3-5 esquerdo macho vista anterior; D, pleópodo 1 esquerdo fêmea vista anterior; E, pleópodo 2 esquerdo fêmea vista anterior. Scale bars equal 1.0mm.

FIGURA 4. Fotografias da região genital externa em fêmeas adultas de *Callichirus seilacheri* (A-D). A, vista ventral da coxa 3-5; B, aproximação da coxa 3; C, aproximação da coxa 5; D, aproximação da abertura genital masculina sobre coxa 5.

Discussão

Conforme ao Bott (1955: p. 49) e Sakai (1999: p. 62), o material Holótipo de *Callichirus seilacheri* corresponde a um espécime feminino (SM 2184). Esta informação não coincide com o reportado por Manning & Felder (1986), que têm apontado que o Holótipo de *C. seilacheri* é um macho adulto com os primeiros quelípodos na sua forma menor ou sub iguais (p. 441, Fig. 3C, D) como acontecem nas fêmeas. No presente estudo, confirma que os machos adultos de *C. seilacheri* não tem quelípodos sub iguais, ao contrário, eles são extremamente desiguais. Só as fêmeas desta espécie têm P1 sub igual em estado adulto. Infere-se que Manning & Felder (1986) identificarem de forma errada o sexo do Holótipo devido a que eles não detectarem a presença de gonoporos supranumerários no material tipo. Conforme às

observações obtidas no presente estudo, todas as fêmeas de *C. seilacheri* têm gonóporos supranumerários; ou seja, uma abertura genital masculina e feminina no mesmo espécime o que não acontecem nos machos.

As variações no padrão dos gonóporos sobre o terceiro pereiópodo das fêmeas e quinto pereiópodo dos machos têm sido descritas em algumas espécies de camarões axiideos e gebiideos (Tunberg 1986, Pinn *et al.* 2001, Dworschak 2003). Em *Callianassa aquabaensis* Dworschak, 2003, os indivíduos de ambos os sexos têm aberturas genitais masculinas e femininas (Dworschak 2003). As observações feitas sobre *C. seilacheri* mostram que as fêmeas têm ambos pares de gonóporos, enquanto que, os machos são têm apenas um par de gonóporos sobre a quinta coxa ao longo da toda sua ontogenia. A morfologia do primeiro par de quelípodos e dos Plp1-2 de *C. seilacheri* sugere que esta espécie é gonocórica, com um dimorfismo sexual bastante evidente.

Em sua descrição Bott (1955) proporcionou algumas ilustrações, nas quais retratou à região anterior da carapaça, dátilo e própodo de todos os quelípodos e telso do material-tipo (p. 48, Fig. 7A-F). Algumas décadas depois, Manning & Felder (1986) publicaram outras ilustrações sobre o Holótipo, como o maxilípodo terceiro e os somitos abdominais 3 ao 5 (p. 441, Fig. 3B, E). Sakai (1999) publicou algumas ilustrações sobre o primeiro pereiópodo de um macho da costa peruana (p. 63, Figs. 12C-F). Recientemente Ayón-Parente *et al.* (2013) publicaram a completa descrição dos espécimes identificados como *C. seilacheri* da costa do Pacífico de México. No entanto, os autores reconhecem que tem duvidas respeito da identidade real do material analisado por eles devido aos grandes problemas taxonômicos que existem neste grupo no Pacífico Leste. No presente estudo oferece por primeira vez uma

completa e ilustrada descrição dos machos e as fêmeas de *C. seilacheri* baseado no material coletado na localidade tipo.

FIGURA 5. Fotografias da região genital externa em machos adultos de *Callichirus seilacheri* (A-D). A, vista ventral da coxa 3-5; B, aproximação da coxa 5; C, aproximação da coxa 3; D, aproximação da abertura genital masculina sobre coxa 5.

Callichirus seilacheri tem um evidente dimorfismo sexual o qual se vê refletido principalmente na morfologia do primeiro par de pereiópodos dos indivíduos em fase adulta. Os machos têm um primeiro par de pereiópodos desiguais, um dos quais (quelípodo mais longo) é fortemente ornamentado ao nível do mero (e.g. lóbulo, tubérculos) e ísquio (e.g. gancho). Enquanto, as fêmeas possuem um primeiro par de quelípodos sub iguais com mero e ísquio desarmado. A existência de um marcado dimorfismo sexual tem sido relatado por outros autores em diferentes espécies deste gênero como, por exemplo, *Callichirus islagrande* (Schmitt, 1935), *Callichirus garthi*

Retamal, 1975 (erradamente identificado como *C. seilacheri* Hernáez & Wehrtmann 2007) e *Callichirus major* (Say, 1818) (Rodrigues 1971, Botter-Carvalho *et al.* 2007).

A forma dos pleópodos 1-2 em *C. seilacheri* é muito diferente entre os indivíduos de cada sexo. Em machos, Plp1 é armado com um pequeno espinho sobre a ponta, o qual está ausente nas fêmeas, enquanto que o Plp2 não tem pelos nos machos e é totalmente piloso nas fêmeas. Também, o Plp1 dos machos é extremamente reduzido, enquanto nas fêmeas é muito desenvolvido. A semelhança entre Plp1-2 dos machos de *C. seilacheri* procedente da América Central (Fig. 3A, B) e *C. garthi* da costa do Chile (Retamal 1975: p. 182, Figs. 14, 15) é muito grande, embora este último não tenha um espinho sobre a ponta do Plp1. Pelo contrario, Plp1 dos machos em *C. seilacheri* é muito diferente do que aquele observado em *C. major*, o qual tem dois artículos de igual comprimento. Conforme com a informação compilada neste estudo, os pleópodos das fêmeas têm sido escassamente descritos ou ilustrados nas espécies do gênero *Callichirus*, embora Sakai (1999) tenha notado que o endópodo de Plp2 é frequentemente em forma de espada, o qual se ajusta à morfologia observada nas fêmeas de *C. seilacheri* neste presente estudo. Na única descrição existente, Rodrigues (1971) oferece uma completa descrição e ilustrações (p. 196, Figs. 18, 19) das estruturas nas fêmeas de *C. major* da costa brasileira. Na sua descrição, o autor observa que o segmento distal do Plp1 tem produzido lateralmente, como uma pá achatada, a qual está coberta densamente por muitas cerdas longas e plumosas semelhantes à aquelas encontradas em *C. seilacheri* neste estudo. Pelo contrario, o segundo pleópodo das fêmeas de *C. major* tem o exópodo e endópodo delgados de aproximadamente o mesmo comprimento, o qual é muito diferente nas fêmeas de *C. seilacheri* analisadas neste estudo (endópodo é mais longo e grosso que exópodo, Fig. 3E).

Manning & Felder (1986) e Sakai (1999) apresentaram novos desenhos de *C. islagrande* (Manning & Felder 1986: p. 440, Fig. 2A-F; Sakai 1999: p. 61, Fig. 11B-F) e *C. major* (Manning & Felder 1986: p. 438, Fig. 1A-F; Sakai 1999: p. 61, Fig. 11A). De acordo com estas ilustrações, ambas espécies podem ser facilmente separadas de *C. seilacheri* em muitos aspectos da sua morfologia. Por exemplo, em *C. major*, os pedúnculos oculares não são alongados na região da precornea (Manning & Felder 1986: p. 438, Fig. 1A) como em *C. islagrande* (Manning & Felder 1986: p. 440, Fig. 2A) e *C. seilacheri* (Fig. 1B). No entanto, só em *C. seilacheri*, as pontas divergem lateralmente formando um ângulo de 60-70° (Fig. 1B), sendo quase paralela em *C. islagrande* (Manning & Felder 1986: p. 440, Fig. 2A). Também outra diferença entre estas duas últimas espécies é que o telso de *C. islagrande* aumenta em espessura distalmente (Sakai 1999: p. 60, Fig. 11B, C), em vez, em *C. seilacheri* estreita-se distalmente (Fig. 2H). Em *C. seilacheri* (Fig. 2H) e *C. major* (Manning & Felder 1986: p. 438, Fig. 1E), o telso é arredondado posteriormente; porém, somente em *C. seilacheri* (Fig. 2H) tem um tubérculo submarginal em uma depressão central do telso. Similarmente, todas as espécies americanas do gênero *Callichirus* têm o Plp2 dos machos bilobado, mas somente em *C. seilacheri*, o endópodo e exópodo são semelhantes em comprimento.

Manning & Felder (1991) tem reconhecido quatro espécies do gênero *Callichirus* nas costas americanas: *Callichirus islagrande* e *C. major* ambas procedentes da costa Oeste do Atlântico e *C. seilacheri* e *C. garthi* do Pacífico Leste. Esta última espécie é considerada uma sinonímia-junior do *C. seilacheri* (Sakai 1999, Appeltans *et al.* 2013), porém é importante reconhecer que esta sinonímia foi feita sem uma discussão profunda, baseada no atual material-tipo ou espécimes atribuídos á esta espécie. Todos os machos adultos de *C. seilacheri* analisados neste estudo,

incluindo o material coletado na localidade-tipo, têm um quelípodo maior do P1 fortemente ornamentado: ísquio com um gancho pequeno sobre à margem ventral e às superfícies externa e interna cobertas de tubérculos, como no caso do mero; este última armada com um lóbulo retangular sobre à margem ventral, margens ventral e dorsal do mero fortemente dentadas; própodo com uma margem ventral claramente dentado; entre outros caracteres. Todos estes aspectos diferem consideravelmente da descrição e ilustrações de *C. garthi* procedente da costa do Chile (Retamal 1975), o qual sugere que o tipo pertence a uma outra espécie diferente de *C. seilacheri*.

Referências

- Appeltans, W., Bouchet, P., Boxshall, G.A., de Broyer, C., de Voogd, N.J., Gordon, D.P., Hoeksema, B.W., Horton, T., Kennedy, M., Mees, J., Poore, G.C.B., Read, G., Stöhr, S., Walter, T.C. & Costello, M.J. (Eds.) (2012) *World Register of Marine Species*. Available from: <http://www.marinespecies.org> (Accessed July 3 2013)
- Ayón-Parente, M., Hendrickx, M.E., Ríos-Jara, E. & Salgado-Barragán, J. (2013) Records of mud shrimps (Crustacea: Decapoda: Axiidea and Gebiidae) from Pacific Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, doi:10.1017/S0025315413001495
- Bott, R. (1955) Litorale Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 2. Litorale Dekapoden, außer *Uca*. *Senckenbergiana biologica*, 36(1–2), 45–72.
- Botter-Carvalho, M.L., Santos, P.J.P. & Carvalho P.V.V.C. (2007) Population dynamics of *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea, Thalassinidea) on a beach in northeastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 508–516.

- Dana, J.D. (1852). Conspectus crustaceorum quae in orbis terrarum circumnavigatione, Carolo Wikles e classe Reipublicae Faederatae Duce, lexit et descripsit Jacobus D.Dana, Pars III (Amphipoda n1). *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 2, 201–220.
- Dworschak, P.C. (2003) A new species of ghost shrimp from the Gulf of Aqaba, Red Sea (Crustacea: Decapoda: Callianassidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 104B, 415–428.
- Hernández, P, & Wehrtmann I.S. (2007) Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda, Thalassinidea, Callianassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical*, 55, 141–152.
- Kensley, B. (1974) The genus *Callianassa* (Crustacea Decapoda) from the west coast of South Africa with a key to the South African species. *Annals of the South African Museum*, 62(8), 265–278.
- Manning, R.B. & Felder, D.L. (1986) The status of the Callianassid genus *Callichirus* Stimpson, 1866 (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 99(3), 437–443.
- Manning, R.B. & Felder, D.L. (1991) Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceeding of the Biological Society of Washington*, 104, 764–792.
- Pinn, E.H., Atkinson, R.J.A. & Rogerson A. (2001) Sexual dimorphism and intersexuality in *Upogebia stellata* (Crustacea: Decapada: Thalassinidea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81, 1061–1062.

- Retamal, M.A. (1975) Descripción de una nueva especie del genero *Callianassa* y clave para reconocer las especies Chilenas. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 49, 177–183.
- Rodrigues, S.A. (1971) Mud shrimps of the genus *Callianassa* Leach from the Brazilian coast (Crustacea, Decapoda). *Arquivos de Zoologia*, 20, 191–223.
- Sakai, K. (1999) Synopsis of the family Callianassidae, with keys to subfamilies, genera and species, and the description of new taxa (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Zoologische Verhandelingen*, Leiden, 326, 1–152.
- Say, T. (1818) An account of the Crustacea of the United States, part 5. *Journal of the Academy of Natural Sciences at Philadelphia*, 1, 235–253.
- Schmitt, W.L. (1935) Mud shrimps of the Atlantic coast of North America. *Smithsonian Miscellaneous Contributions*, 93, 1–21.
- Stimpson, W. (1866) Descriptions of new genera and species of Macrurous Crustacea from the coasts of North America. *Proceedings of the Chicago Academy of Sciences*, 1, 46–48.
- Tunberg, B. (1986) Studies on the population ecology of *Upogebia deltaura* (Leach) (Crustacea, Thalassinidea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 22, 753–765.

Callichirus garthi (Retamal, 1975) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae), uma espécie válida de camarão corrupto da costa do Pacífico Leste

Resumo. A espécie chilena *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) tem sido considerada desde Sakai (1999) como uma sinonímia-junior de *C. seilacheri* da costa do Pacífico da América Central. No entanto, esta sinonímia foi realizada sem uma discussão apropriada baseada no atual tipo de *C. garthi* ou espécimes atribuídos a alguns destas duas espécies. O presente estudo avaliou o estado taxonômico de *C. garthi* através da comparação do material-tipo desta espécie com espécimes de *C. seilacheri* coletados na sua localidade-tipo (Playa Los Blancos, El Salvador). A comparação morfológica revelou importantes diferenças morfológicas entre os tipos de ambas espécies, o qual permite a ressurreição de *C. garthi* como uma espécie válida. Em *C. garthi*, as pontas dos pedúnculos oculares são paralelas, enquanto em *C. seilacheri* são divergentes formando um ângulo de 60-70°. Os machos adultos de ambas espécies compartilham quelípodos desiguais na fase adulta, mas somente *C. seilacheri* tem um gancho sobre a margem ventral do ísquio e um lóbulo meral retangular. O material adicional coletado ao longo da costa de Chile e em algumas localidades da costa do Pacífico da Costa Rica (América Central) confirmou a identidade taxonômica destas populações em ambas as regiões. Todos os espécimes coletados ao longo da costa de Chile pertencem à *C. garthi*, enquanto que os exemplares coletados na costa do Pacífico da Costa Rica pertencem à espécie *C. seilacheri*. Neste estudo oferece-se ilustrações e uma completa descrição das diferenças morfológicas entre ambas espécies.

Palavras-chave: Estado taxonômico, *Callichirus*, costa do Pacífico Leste

Resumen. La especie de la costa chilena *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) ha sido considerada una sinonimia junior de *C. seilacheri* de la costa del Pacífico de América Central desde Sakai (1999). Sin embargo, su sinonimización fue realizada a través de un controversial documento donde no se revisó el holotipo de *C. garthi* o ejemplares asignados a ambas especies. El presente estudio examinó el estado taxonómico de esta especie comparando el material tipo de *C. garthi* con ejemplares colectados en El Salvador (América Central), la localidad tipo de *C. seilacheri*. Los resultados obtenidos mostraron importantes diferencias entre *C. garthi* y *C. seilacheri* lo cual valida a ambas especies como entidades taxonómicas separadas. Por ejemplo, en *C. garthi* las puntas de los pedúnculos oculares son paralelas mientras que en *C. seilacheri* estas se separan formando un ángulo de entre 60-70°. Los machos adultos de ambas especies poseen quelípodos desiguales; sin embargo, solo *C. seilacheri* tiene un gancho sobre el margen ventral del isquio y un lóbulo rectangular sobre el margen anterior del mero. Adicionalmente, se colectaron ejemplares a lo largo de la costa de Chile y desde diferentes sitios de la costa del Pacífico de Costa Rica (América Central) con el propósito de determinar la identidad de estas poblaciones en cada región. De acuerdo con el análisis morfológico, los ejemplares colectados a lo largo de la costa chilena pertenecen a *C. garthi* mientras que aquellos procedentes de Costa Rica se ajustan a la forma típica de *C. seilacheri*. En este documento son proporcionadas ilustraciones y una completa descripción sobre las diferencias entre ambas especies.

Palabras Clave: Estado taxonómico, *Callichirus*, costa del Pacífico Este

Abstract. The Chilean species *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) has been considered as a junior synonym of *C. seilacheri* from the Pacific coast of Central

America since Sakai (1999). However, the synonymization of this species was realized without a sound discussion based on the revision of actual type of *C. garthi* or voucher specimens assigned to both species. Present study assessed the taxonomic status of *C. garthi* by comparing its type material with specimens of *C. seilacheri* collected in the type locality, Los Blancos beach (El Salvador, Central America). The comparison revealed important morphological differences between both species which allows the resurrection of *C. garthi* as a valid species. In *C. garthi* the tips of the eyestalk are parallel while diverge distally forming an about 60-70° angle in *C. seilacheri*. Adult males of both species share unequal chelipeds; however, only *C. seilacheri* has a hook on ventral margin of ischium and its merus is armed with a rectangular lobe over anterior ventral margin. Additional material collected along the Chilean coast and from different localities from the Pacific coast of Costa Rica (Central America) allows establishing the taxonomic status of both populations. All specimens collected along Chilean coast belong to *C. garthi* while those of Costa Rica fit to form of *C. seilacheri* from El Salvador. Illustrations and a full description on main morphological differences between both species are provided.

Key Words: Taxonomic status, *Callichirus*, Eastern Pacific

Introdução

O camarão corrupto, *Callianassa garthi*, foi descoberto por Retamal (1975) como uma nova espécie da costa Leste do Pacífico, através da análise de espécimes coletados na zona centro-sul da costa do Chile. Nessa data, este táxon foi considerado à terceira espécie do gênero *Callianassa* Leach, 1814 na costa do Chile (Retamal 1975). Porém, sua classificação taxonômica mudou quando Manning & Felder (1991) reorganizaram à família Callianassidae da costa Americana e transferiram muitas

espécies do gênero *Callianassa* para o gênero *Callichirus* Stimpson, 1866. Dessa maneira, o gênero *Callichirus* ficou conformado com quatro espécies: *Callichirus islagrande* (Schmitt, 1935) e *C. major* (Say, 1818) do Atlântico Oeste e *C. seilacheri* (Bott, 1955) e *C. garthi* do Pacífico Leste. Embora, uma vez que, o número das espécies americanas do gênero *Callichirus* foi modificado por Sakai (1999) que propôs que *C. garti* proveniente da costa chilena é sinônimo-júnior de *C. seilacheri* da costa do Pacífico da América Central. Ainda conforme este autor, *C. seilacheri* e *C. garthi* são consideradas coespecíficas, ou seja, habitando a mesma zona na costa Leste do Pacífico da América. Uma vez que a única diferença entre as espécies, está relacionada ao tubérculo submarginal do telso, que é totalmente artificial e depende do ponto de vista do observador (p. 62). No presente estudo se apresenta informação morfológica que permite diferenciar ambas espécies o qual discorda com a sinonímia de *C. garthi* proposta por Sakai (1999).

Conformemente, o presente estudo realizou uma completa comparação morfológica entre o material-tipo de *C. garthi* tombado no Museo de Zoología, da Universidade de Concepción, Chile (MZUC-UCCC 7311-7314) e espécimes de *C. seilacheri* coletado na sua localidade-tipo (praia Los Blancos, El Salvador). Adicionalmente, foram coletados espécimes ao longo da costa do Chile e em diferentes pontos da costa do Pacífico da Costa Rica (América Central) para esclarecer o estado taxonômico destas populações em cada região (Fig. 1). O material coletado na costa do Chile pretende-se depositar no Museo del Mar (MUAP-CD 0000), da Universidade Arturo Prat, enquanto o material coletado na Costa Rica pretende-se tumbar no Museo de Zoología (MZUCR 0000-00), da Universidade da Costa Rica, Costa Rica.

FIGURA 1. Localidades de coleta dos espécimes de *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) ao longo da costa do Chile e de *C. seilacheri* (Bott, 1955) capturados na costa do Pacífico da América Central.

Taxonomia

Família Callianassidae Dana, 1852

Gênero *Callichirus* Stimpson, 1866

***Callichirus garthi* (Retamal, 1975)**

(Figs. 2A, 3A-E, 5A, B)

Material examinado. Holótipo, macho (CT: 130 mm, CC: 35 mm), Lenga (36°45' S – 73°10' O), coll. M.A. Retamal, maio 1975 (MZUC-UCCC 7311); alótipo, fêmea (CT: 90 mm, CC: 25 mm), Tubul (37°14' S – 73°27' O), coll. M.A. Retamal, outubro 1975 (MZUC-UCCC 7312); parátipo, macho (CT: 123 mm, CC: 30 mm), Lenga (36°45' S – 73°10' O), coll. M.A. Retamal, março 1974 (MZUC-UCCC 7313); parátipo, fêmea ovígera (CT: 85 mm, CC: 23 mm), Lenga (36°45' S – 73°10' O), coll. M.A. Retamal, maio 1975 (MZUC-UCCC 7314).

Outro material. Chile: Praia Las Machas (18°26'14" S – 70°18'15" O), col. P. Hernáez, 27 de agosto de 2011 (MUAP-CD 0000): fêmea (CT: 108.1 mm, CC: 20.0 mm), fêmea (CT: 74.6 mm, CC: 14.7 mm), fêmea (CT: 102.2 mm, CC: 20.7 mm), macho (CT: 115.7 mm, CC: 20.5 mm), fêmea (CT: 74.8 mm, CC: 15.2 mm), macho (CT: 48.1 mm, CC: 9.2 mm), macho (CT: 70.6 mm, CC: 14.3 mm), macho (CT: 101.8 mm, CC: 20.2 mm), macho (CT: 99.3 mm, CC: 19.7 mm), fêmea (CT: 116.9 mm, CC: 21.5 mm), fêmea (CT: 107.1 mm, CC: 20.9 mm), macho (CT: 123.8 mm, CC: 20.8 mm), macho (CT: 81.9 mm, CC: 17.2 mm), fêmea (CT: 110.4 mm, CC: 20.6 mm), macho (CT: 110.7 mm, CC: 20.7 mm), fêmea (CT: 80.7 mm, CC: 16.2 mm), macho (CT: 99.7 mm, CC: 19.4 mm), macho (CT: 111.8 mm, CC: 21.7 mm). Praia Chipana (21°18'57" S – 70°04'07" O), col. P. Hernáez, 02 de março de 2011

(MUAP-CD 0000): macho (CT: 133.3 mm, CC: 21.8 mm), macho (CT: 143.3 mm, CC: 24.8 mm), fêmea (CT: 92.7 mm, CC: 16.8 mm), fêmea (CT: 138.2 mm, CC: 22.9 mm), fêmea (CT: 133.4 mm, CC: 23.0 mm), macho (CT: 137.4 mm, CC: 24.1 mm), macho (CT: 141.5 mm, CC: 24.2 mm), macho (CT: 140.7 mm, CC: 23.7 mm), macho (CT: 137.2 mm, CC: 24.4 mm), macho (CT: 126.9 mm, CC: 22.7 mm), fêmea (CT: 126.6 mm, CC: 22.4 mm). Hornitos (23°04'19" S – 70°23'09" O), col. P. Hernández, 17 de março de 2011 (MUAP-CD 0000): macho (CT: 110.2 mm, CC: 21.1 mm), macho (CT: 108.7 mm, CC: 21.6 mm), macho (CT: 108.2 mm, CC: 21.6 mm), fêmea (CT: 100.8 mm, CC: 21.2 mm), macho (CT: 123.9 mm, CC: 23.3 mm), fêmea (CT: 82.7 mm, CC: 18.1 mm), fêmea (CT: 73.3 mm, CC: 15.2 mm), macho (CT: 103.7 mm, CC: 20.1 mm), macho (CT: 89.6 mm, CC: 16.3 mm), macho (CT: 104.5 mm, CC: 18.9 mm), macho (CT: 97.6 mm, CC: 19.4 mm), macho (CT: 83.8 mm, CC: 17.1 mm), fêmea (CT: 84.5 mm, CC: 15.0 mm), macho (CT: 103.4 mm, CC: 19.3 mm), macho (CT: 121.4 mm, CC: 21.9 mm), fêmea (CT: 102.8 mm, CC: 18.5 mm), fêmea (CT: 91.6 mm, CC: 17.1 mm). Taltal (25°22'39" S – 70°27'05" O), col. P. Hernández, 04 de março de 2011 (MUAP-CD 0000): macho (CT: 111.0 mm, CC: 19.9 mm), macho (CT: 115.5 mm, CC: 20.5 mm), macho (CT: 117.2 mm, CC: 20.7 mm), macho (CT: 94.7 mm, CC: 18.6 mm), macho (CT: 67.6 mm, CC: 13.0 mm), macho (CT: 84.4 mm, CC: 16.1 mm), fêmea (CT: 87.8 mm, CC: 16.3 mm), macho (CT: 119.5 mm, CC: 19.4 mm), macho (CT: 94.5 mm, CC: 16.9 mm), macho (CT: 78.9 mm, CC: 14.9 mm), macho (CT: 83.1 mm, CC: 15.7 mm), fêmea (CT: 92.7 mm, CC: 18.5 mm), fêmea (CT: 96.9 mm, CC: 19.2 mm), fêmea (CT: 80.2 mm, CC: 15.1 mm), fêmea (CT: 66.9 mm, CC: 13.1 mm), fêmea (CT: 92.8 mm, CC: 19.1 mm), fêmea (CT: 83.6 mm, CC: 15.9 mm), macho (CT: 83.6 mm, CC: 14.8 mm), fêmea (CT: 77.9 mm, CC: 15.7 mm), macho (CT: 58.7 mm, CC: 11.9 mm), fêmea (CT: 77.2 mm, CC: 13.9 mm),

fêmea (CT: 33.4 mm, CC: 22.4 mm). Huasco (28°27'38" S – 71°12'50" O), col. P. Hernández, 06 de março de 2011 (MUAP-CD 0000): fêmea (CT: 112.4 mm, CC: 20.8 mm), macho (CT: 57.0 mm, CC: 10.1 mm), macho (CT: 43.3 mm, CC: 7.9 mm), macho (CT: 38.6 mm, CC: 8.0 mm). Tongoy (30°15'12" S – 71°29'33" O), col. P. Hernández, 07 de março de 2011 (MUAP-CD 0000): macho (CT: 117.2 mm, CC: 18.9 mm), macho (CT: 100.5 mm, CC: 18.4 mm), fêmea (CT: 97.3 mm, CC: 16.8 mm), fêmea (CT: 107.3 mm, CC: 18.9 mm), fêmea (CT: 101.8 mm, CC: 18.1 mm), macho (CT: 102.9 mm, CC: 18.5 mm), fêmea (CT: 100.1 mm, CC: 17.3 mm), macho (CT: 96.1 mm, CC: 11.9 mm), fêmea (CT: 107.1 mm, CC: 19.8 mm), fêmea (CT: 81.8 mm, CC: 15.1 mm), fêmea (CT: 91.9 mm, CC: 18.1 mm), fêmea (CT: 94.9 mm, CC: 17.1 mm), macho (CT: 92.1 mm, CC: 17.1 mm), macho (CT: 113.4 mm, CC: 19.5 mm), fêmea (CT: 80.6 mm, CC: 15.1 mm), macho (CT: 83.2 mm, CC: 15.1 mm), macho (CT: 73.1 mm, CC: 14.5 mm), macho (CT: 71.7 mm, CC: 13.1 mm). Praia Blanca (33°30'36" S – 71°36'52" O), col. P. Hernández, 10 de março de 2011 (MUAP-CD 0000): macho (CT: 125.9 mm, CC: 24.2 mm), fêmea (CT: 126.8 mm, CC: 20.9 mm), fêmea (CT: 151.4 mm, CC: 24.4 mm), macho (CT: 130.3 mm, CC: 25.2 mm), fêmea (CT: 126.5 mm, CC: 23.7 mm), fêmea (CT: 139.3 mm, CC: 25.1 mm), macho (CT: 132.3 mm, CC: 24.8 mm), fêmea (CT: 135.5 mm, CC: 24.8 mm), fêmea (CT: 149.5 mm, CC: 24.8 mm), macho (CT: 141.1 mm, CC: 25.2 mm), fêmea (CT: 137.3 mm, CC: 23.7 mm), macho (CT: 144.8 mm, CC: 25.3 mm), macho (CT: 132.5 mm, CC: 23.9 mm), fêmea (CT: 136.1 mm, CC: 24.1 mm), fêmea (CT: 128.7 mm, CC: 22.6 mm), fêmea (CT: 133.4 mm, CC: 25.8 mm), fêmea (CT: 133.9 mm, CC: 23.9 mm), fêmea (CT: 140.5 mm, CC: 25.6 mm). Lengua (36°46'00" S – 73°10'18" O), col. P. Hernández, 09 de março de 2011 (MUAP-CD 0000): macho (CT: 118.3 mm, CC: 21.3 mm), macho (CT: 101.7 mm, CC: 19.4 mm), fêmea (CT: 107.3 mm, CC: 20.0 mm),

fêmea (CT: 97.4 mm, CC: 17.2 mm), macho (CT: 62.7 mm, CC: 13.1 mm), macho (CT: 99.7 mm, CC: 18.7 mm), macho (CT: 56.8 mm, CC: 11.6 mm), fêmea (CT: 74.9 mm, CC: 13.9 mm), fêmea (CT: 93.4 mm, CC: 15.7 mm), fêmea (CT: 74.9 mm, CC: 13.3 mm), fêmea (CT: 93.5 mm, CC: 18.8 mm), macho (CT: 51.7 mm, CC: 9.8 mm), fêmea (CT: 96.1 mm, CC: 16.8 mm), macho (CT: 66.4 mm, CC: 13.4 mm), fêmea (CT: 86.1 mm, CC: 15.6 mm), macho (CT: 64.2 mm, CC: 12.8 mm), fêmea (CT: 72.8 mm, CC: 13.1 mm), macho (CT: 61.7 mm, CC: 11.8 mm), macho (CT: 93.9 mm, CC: 18.9 mm), fêmea (CT: 56.1 mm, CC: 11.3 mm), fêmea (CT: 109.2 mm, CC: 19.4 mm), fêmea (CT: 77.1 mm, CC: 13.9 mm), macho (CT: 105.8 mm, CC: 18.3 mm).

***Callichirus seilacheri* (Bott, 1955)**

(Figs. 2B, 4A-E, 5C, D)

Material examinado. El Salvador: Praia Los Blancos (13°19'38" N – 88°58'10" O), col. P. Hernáez & A. Gamboa, 22 de julho de 2013 (MZUCR 0000-00): fêmea (CT: 66.1 mm, CC: 16.8 mm), fêmea (CT: 80.1 mm, CC: 19.6 mm), macho (CT: 61.8 mm, CC: 16.3 mm), fêmea (CT: 82.3 mm, CC: 20.0 mm), fêmea (CT: 81.6 mm, CC: 20.2 mm), fêmea (CT: 39.3 mm, CC: 9.7 mm), macho (CT: 35.5 mm, CC: 8.4 mm), fêmea (CT: 106.1 mm, CC: 22.8 mm), fêmea (CT: 69.7 mm, CC: 20.6 mm), fêmea (CT: 103.2 mm, CC: 24.1 mm). **Costa Rica:** Manglar de Tivives (09°52'26" N – 84°42'19" O), Puntarenas, costa do Pacífico central, col. A.B. Williams, 15 de setembro de 1995, (MZUCR 2156-01): macho (CT: 71.3 mm, CC: 15.4 mm). Puerto de Caldera (09°55'08" N – 84°42'47" O), Puntarenas, costa do Pacífico central, col. R. Heard, R. Vargas, O. Breedy & E. Ruiz, 28 de abril de 1998: fêmea (CT: 31.7 mm, CC: 7.0 mm), fêmea (CT: 37.8 mm, CC: 9.3 mm), macho (CT: 35.9 mm, CC: 7.8

mm), macho (CT: 40.1 mm, CC: 10.5 mm), macho (CT: 33.3 mm, CC: 7.1 mm), fêmea (CT: 37.1 mm, CC: 8.3 mm), fêmea (CT: 38.8 mm, CC: 8.0 mm), macho (CT: 32.1 mm, CC: 7.4 mm), fêmea (CT: 33.9 mm, CC: 7.1 mm), macho (CT: 42.1 mm, CC: 9.8 mm), macho (CT: 35.4 mm, CC: 8.5 mm), macho (CT: 41.4 mm, CC: 10.9 mm), fêmea (CT: 34.5 mm, CC: 9.1 mm), macho (CT: 32.1 mm, CC: 8.2 mm), macho (CT: 49.1 mm, CC: 13.8 mm), macho (CT: 43.7 mm, CC: 11.6 mm), fêmea (CT: 47.8 mm, CC: 11.6 mm), macho (CT: 35.5 mm, CC: 8.2 mm), macho (CT: 33.7 mm, CC: 8.8 mm), macho (CT: 45.9 mm, CC: 10.9 mm), fêmea (CT: 34.1 mm, CC: 8.3 mm), macho (CT: 37.5 mm, CC: 9.6 mm), fêmea (CT: 37.1 mm, CC: 9.9 mm), macho (CT: 30.6 mm, CC: 7.0 mm), macho (CT: 38.5 mm, CC: 10.5 mm), macho (CT: 44.4 mm, CC: 10.9 mm), fêmea (CT: 40.6 mm, CC: 9.7 mm), macho (CT: 32.7 mm, CC: 6.7 mm), fêmea (CT: 38.4 mm, CC: 9.4 mm), macho (CT: 44.1 mm, CC: 11.1 mm), fêmea (CT: 42.5 mm, CC: 9.3 mm), macho (CT: 33.4 mm, CC: 7.8 mm), fêmea (CT: 45.1 mm, CC: 10.9 mm), fêmea (CT: 45.5 mm, CC: 10.5 mm), male (CT: 41.3 mm, CC: 9.6 mm), macho (CT: 40.8 mm, CC: 10.9 mm), macho (CT: 37.1 mm, CC: 8.0 mm), macho (CT: 34.3 mm, CC: 10.1 mm), macho (CT: 37.8 mm, CC: 9.4 mm), fêmea (CT: 43.1 mm, CC: 9.7 mm), macho (CT: 51.0 mm, CC: 11.4 mm), macho (CT: 42.7 mm, CC: 8.6 mm), fêmea (CT: 31.7 mm, CC: 7.0 mm) (MZUCR 2246-02).

Mata de Limón (09°55'12" N – 84°42'37" O), Puntarenas, costa do Pacífico central, col. P. Hernández & A. Gamboa, 10 de junho de 2012 (MZUCR 0000-00): macho (CT: 55.1 mm, CC: 8.2 mm), macho (CT: 41.8 mm, CC: 9.4 mm), macho (CT: 62.9 mm, CC: 11.7 mm), macho (CT: 58.8 mm, CC: 12.3 mm), macho (CT: 57.4 mm, CC: 12.5 mm), macho (CT: 56.1 mm, CC: 12.5 mm), macho (CT: 68.7 mm, CC: 12.8 mm), macho (CT: 65.9 mm, CC: 13.4 mm), macho (CT: 76.3 mm, CC: 13.4 mm), macho (CT: 55.1 mm, CC: 13.4 mm), macho (CT: 68.4 mm, CC: 13.5 mm), macho (CT: 67.2

mm, CC: 13.7 mm), macho (CT: 71.6 mm, CC: 14.1 mm), macho (CT: 60.5 mm, CC: 14.2 mm), macho (CT: 68.7 mm, CC: 14.5 mm), fêmea (CT: 38.5 mm, CC: 8.6 mm), fêmea (CT: 49.2 mm, CC: 9.1 mm), fêmea (CT: 45.9 mm, CC: 9.5 mm), fêmea (CT: 44.1 mm, CC: 10.1 mm), fêmea (CT: 62.7 mm, CC: 12.1 mm), fêmea (CT: 60.6 mm, CC: 12.5 mm), fêmea (CT: 68.3 mm, CC: 13.1 mm), fêmea (CT: 67.9 mm, CC: 13.4 mm), fêmea (CT: 67.1 mm, CC: 13.5 mm), fêmea (CT: 69.7 mm, CC: 13.8 mm), fêmea (CT: 63.5 mm, CC: 13.9 mm), fêmea (CT: 73.5 mm, CC: 13.9 mm), fêmea (CT: 66.6 mm, CC: 14.1 mm), fêmea (CT: 78.1 mm, CC: 14.4 mm), fêmea ovígera (CT: 67.2 mm, CC: 14.6 mm), fêmea (CT: 65.5 mm, CC: 14.9 mm).

Diagnose de *Callichirus garthi* (modificado da descrição original Retamal, 1975: as modificações foram marcadas em negrito). Carapaça com rostró triangular arredondado distalmente e com um tufo de cerdas sobre a ponta. Pedúnculos oculares juntos, formando um triângulo com alongadas projeções pré-corneais, as quais ultrapassam o segmento 1 da anténula, pontas não divergem lateralmente, córnea central e oval. Pedúnculo da anténula muito mais longo e grosso que pedúnculo da antena, base do último segmento da anténula ultrapassando a base do segmento terminal da antena, margem dorsal do primeiro e segundo segmentos antenular cobertos de cerdas. Terceiro maxilípodo sem exópodo, própodo ventralmente expandido sem a depressão distal. Primeiro pereiópodo desigual em machos adultos, grande quelípodo extremamente alongado, quase como o comprimento total do corpo, mero armado com um lóbulo semicircular na margem ventral anterior, ísquio curvado ventralmente sem ornamentações na parte ventral; comprimento do dedo fixo, quase como a metade do comprimento do dátilo; dátilo dentado; ponta bífida curvada para

abaixo. Dáctilo do quelípodo menor com borda cortante dentada, superfície do própodo fortemente coberto com cerdas, carpo ventralmente expandido, margem ventral do mero liso. Primeiro pereiópodo das fêmeas subigual, similares em comprimento que o menor quelípodo dos machos. **Somitoss abdominais 3-5 com padrão tipo escultura no dorso. Telso bilobulado, mais amplo que comprido, a margem posterior com uma cavidade central, superfície dorsal com uma depressão longitudinal dorsal, a qual possui um tubérculo submarginal sobre a margem posterior. Exópodo do urópodo arredondado distalmente, endópodo com forma de cinto.**

Tamanho. Comprimento total: machos, 48.1 e 144.8 mm; fêmeas, 38.6 e 151.4 mm.

Localidade-tipo: Lenga (36°45' S – 73°10' O), Concepción, Chile.

Intervalo conhecido e hábitat. Desde à praia Las Machas (18°26' S – 70°18' W) até à praia Negra (36°46' S – 73°02' W), ao longo da costa do Chile. Esta espécie também ocorre provavelmente na costa peruana. *Callichirus garthi* é uma espécie típica da área entre mares das praias de areia com alto conteúdo de sedimento terrígeno. Esta espécie constrói complexas redes de túneis dentro dos quais habitam varias fêmeas com um só macho. A densidade de tocas é maior durante verão (Hernández & Werhrtmann 2007).

Diagnose de *Callichirus seilacheri* (modificado de Bott 1955 e Sakai 1999 baseado em material tipo femenino; modificações mostradas em negrito). Carapaça com rostro triangular e um par de anterolaterais projeções. Pedúnculos oculares

ultrapassam o segmento 1 da antênula através de uma projeção pré-corneal alongada, **pontas divergentes lateralmente**, córnea pequena e arredondada. Pedúnculo de A1 muito mais longo e **grosso** que pedúnculo A2, **base de segmento terminal do pedúnculo antenular e antenal paralelas, margem dorsal do primeiro e segundo segmento antenular sem cerdas**. Mxp3 sem exópodo, **margem ventral arredondada com uma depressão distal em forma de “v”**. P1 desigual nos machos adultos, **sub igual nas fêmeas**. Quelípodo maior **dos machos adultos** com ísquio, mero e carpo **extremamente** alongados; pinça alongada; **mero armado com um lóbulo rectangular rugoso sobre a região anterior; ísquio curvado para baixo com um gancho sobre à margem ventral; dáctilo dentado, ponta bífida e curvada para baixo; mero do quelípodo menor com borda ventral dentado. P1 das fêmeas de forma similar ao quelípodo menor do P1 dos machos**; P2 com à região anterior da palma arredondada; própodo do P3 em forma de folha e muito mais ampla que à porção distal do carpo. Somitos abdominais 3-5 com um padrão tipo escultura na região dorsal. Plp1 dos machos **bi-segmentado, segmento distal com isoladas cerdas sobre a margem posterior, um espinho sobre a ponta do segmento terminal**; Plp2 bi-lobulado, endópodo sem apêndice interno e masculino. Telso bi-lobulado e arredondado, mais amplo que comprido, **dorsalmente dividido em duas regiões laterais globosas, as quais são separadas por uma depressão central que possui um tubérculo submarginal com a ponta truncada, localizado quase na margem posterior côncava. Exópodo do urópodo arredondado, distalmente com um dente forte sobre a base**, endópodo do urópodo em forma de cinto.

Tamanho. Comprimento total: machos 30.6 e 76.3 mm; fêmeas 31.7 e 106.1 mm.

Localidade tipo. Praia Los Blancos (13°19' N – 88°58' O), El Salvador, América Central.

Intervalo de distribuição conhecido e habitat. Do Estuário de Pérula, Bahia Chamela, Jalisco, México (19°59' N - 105°29' O) até Caldera (09°55' N - 84°42' O), Costa Rica. Muito comum na zona de entre mares em praias de areia abertas de tamanho de grau médio. Esta espécie constrói tocas simples, i.e. uma única saída, as quais geralmente são habitadas por um indivíduo.

Chave para as espécies do gênero *Callichirus* das Américas

- 1.- *Pedúnculos oculares com uma alongada projeção precorneal*2
 - *Pedúnculos oculares sem uma alongada projeção precorneal* ...*Callichirus major*
- 2.- *Telso distalmente mais largo**C. islagrande*
 - *Telso distalmente não mais largo*3
- 3.- *Pontas dos pedúnculos oculares divergem lateralmente, machos adultos com um gancho ventral no ísquio**C. seilacheri*
 - *Pontas dos pedúnculos oculares não divergem lateralmente, machos adultos sem um gancho ventral no ísquio**C. garthi*

Discussão

Callichirus garthi (Retamal, 1975) foi descrito como uma nova espécie através de uma descrição completa e ilustrada. Em seu artigo, o autor comparou as diferenças entre os pleópodos 1-2 de *C. garthi* e outras espécies chilenas como *Callianassa* (= *Neotrypaea*) *uncinata* (H. Milne-Edwards, 1837) e *Callianassa* (= *Notiax*) *brachyophthalma* (A. Milne-Edwards, 1870). No entanto, o autor não comparou à

morfologia da espécie descoberta com outras espécies da costa do Pacífico Leste, estreitamente relacionada à *C. garthi*, tal como *C. seilacheri* procedente da costa do Pacífico da Costa Rica. Em favor de Retamal, é importante mencionar que em esse momento não existia uma descrição completa e ilustrada de *C. seilacheri*, além do mais o material-tipo desta espécie está depositado no Museo de Senckenberg, na Alemanha. Nesse contexto, não era fácil comparar o material coletado na costa do Chile com algum outro procedente de outra região da América.

O presente estudo fornece fortes evidências que permitem afirmar que *C. garthi* é uma espécie válida do ponto de vista taxonômico. *Callichirus garthi* da costa de Chile e *C. seilacheri* da costa do Pacífico de América Central (El Salvador ao Costa Rica) diferem em muitos aspectos notórios da morfologia de seus corpos. Por exemplo, em *C. garthi* à margem interna dos pedúnculos oculares é próxima uma da outra, as pontas dos pedúnculos são constituídas por alongadas projeções precorneais, com pontas que não divergem lateralmente (Fig. 2A). Enquanto, em *C. seilacheri*, à margem interna dos pedúnculos oculares separa-se progressivamente até à região distal, formando um ângulo de entre 60-70° (Fig. 2B). Ambas espécies compartilham um pedúnculo antenular muito mais longo e grosso que o pedúnculo antenal; porém, somente *C. garthi* tem à margem dorsal do primeiro e segundo segmentos totalmente cobertos de cortas cerdas. Somente em *C. seilacheri*, as bases dos segmentos terminais da antênula e antena são paralelas (Fig. 2A, B).

FIGURA 2. Região anterior da carapaça do topotipo de *Callichirus garthi* (A) da costa do Chile e *C. seilacheri* (B) da costa de El salvador, América Central. As setas indicam as principais diferenças morfológicas entre ambas as espécies. Escala = 1 cm.

Outro caráter relevante que permite distinguir ambas as espécies são a forma e ornamentação do primeiro quelípodo (quelípodo maior e menor). O própodo e carpo do quelípodo maior dos machos adultos é extremamente alongado em ambas espécies (Figs. 3A-E; 4A-E). No entanto, somente *C. seilacheri* tem um gancho na região ventral do ísquio (Fig. 4A, E). No *C. garthi*, o lóbulo ventral do mero é semicircular (Fig. 3A, D), enquanto que em *C. seilacheri* é retangular (Fig. 4A, D) e somente nos

machos adultos desta espécie, o lóbulo pode se transformar-se em um gancho. Dedo fixo desta última espécie (Fig. 4A, B) é mais longo e curvado que em *C. garthi* (Fig. 3A, B). O quelípodo menor do P1 é similar em ambas espécies (Fig. 5A-D). Porém, à margem ventral é expandida só em *C. garthi* (Fig. 5A), ao passo que à margem ventral somente é dentada em *C. seilacheri* (Fig. 5C, D).

Quelípodos dos machos adultos (P1), de ambas espécies são muito desiguais (Figs. 3A, 4A, 5A, C), enquanto que os das fêmeas e indivíduos imaturos são subiguais. Este é um caráter morfológico típico nas espécies do gênero *Callichirus* (Manning & Felder 1991), o qual gera um evidente dimorfismo sexual entre as fêmeas e os machos adultos. Conforme Hernáez & Wehrtmann (2007), a transição dos indivíduos machos, desde o estágio de juvenil ao adulto no camarão corrupto *C. garthi* (erroneamente identificado como *C. seilacheri*) da costa chilena é marcada por uma fase de crescimento alométrico do primeiro par de quelípodos enquanto que as fêmeas mantêm um crescimento isométrico destas estruturas ao longo de toda a sua vida.

FIGURA 3. Quelípodo maior no topotipo macho de *Callichirus garthi* procedente da costa chilena (A-E). A, vista total do quelípodo maior; B, dátilo e dedo fixo; C, carpo; D, mero; E, ísquio. Escala = 1 cm.

Manning & Felder (1986) apresentaram alguns desenhos sobre as espécies americanas do gênero *Callichirus*. Conforme a estas figuras, *C. garthi* pode ser separada de *C. islagrande* pela forma dos pedúnculos oculares e pelo nível de

divergência das suas pontas. Em quase todas as espécies americanas do gênero *Callichirus*, incluindo *C. garthi*, os pedúnculos oculares são alongados na região precorneal (Manning & Felder 1986: p. 440-441, Figs. 2A, 3A; estudo atual: Fig. 2A, B). Contudo, somente em *C. major* são truncados (Manning & Felder 1986: p. 438, Fig. 1A). Dentro das espécies de *Callichirus*, com uma alongada projeção precorneal, somente em *C. garthi*, as pontas não divergem (Fig. 2A, B; veja também a chave fornecida neste documento). A informação obtida neste estudo e aquela publicada na literatura permite distinguir um grupo de três espécies: *Callichirus garthi* (Fig. 3A, B), *C. islagrande* (Manning & Felder 1986: p. 440, Fig. 2C) e *C. seilacheri* (Fig. 4A, B) compartilhando um dátilo com a ponta bífida e curvada para baixo. Contudo, somente na espécie chilena, o comprimento do dedo fixo é aproximadamente à metade do comprimento do dátilo (Fig. 3A, B). Conforme Manning & Felder (1991), todos os machos das espécies americanas do gênero *Callichirus* têm quelípodos desiguais (em estágio adulto), com um gancho sobre a região meral do quelípodo maior. Porém, baseado nas observações do presente estudo, *C. garthi* é a única espécie deste gênero nas Américas com um lóbulo (Fig. 3A, D), em vez de um gancho. Este caráter também está presente nas espécies do Atlântico Leste da costa da África *Callichirus adamas* Kensley, 1974 (Kensley 1974: p. 268, Fig. 2A) e *Callichirus kraussi* Stebbing, 1900 (Stebbing, 1900: Plate III).

FIGURA 4. Quelípodo maior no topotipo macho de *Callichirus seilacheri* procedente da costa de El Salvador, América Central (A-E). A, vista total do quelípodo maior; B, dactilo e dedo fixo; C, carpo; D, mero; E, ísquio. Escala = 1 cm.

A semelhança entre as espécies americanas *C. garthi*, *C. seilacheri* (Pacífico Leste) e *C. islagrande* (Atlântico Oeste), com as espécies africanas *C. adamas* e *C.*

kraussi (Atlântico Leste), é grande, o qual sugere uma origem comum para todas elas. Por exemplo, somente considerando à presença/ausência de um gancho meral, é possível distinguir dois grupos: (i) espécies com um gancho meral (*C. islagrande*, *C. major*, *C. seilacheri*), (ii) espécies sem gancho meral (*C. adamas*, *C. garthi*, *C. kraussi*). A perda desta estrutura pode ser um evento acontecido de forma independente, derivado de um processo de convergência produzido por isolamento geográfico de ambas espécies sobre as condições ambientais similares.

FIGURA 5. Quelípodo menor do topotipo macho em *Callichirus garthi* da costa chilena (A, B) e *C. seilacheri* da costa do El Salvador, América Central (C, D). A, vista total de quelípodo menor; B, mero; C, vista total de quelípodo menor; D, mero. A, C escala = 1 cm; B, C escala = 1 mm.

O estado taxonômico da grande população de *C. seilacheri*, ao longo da costa Leste do Pacífico, tem sido questionado em diversos estudos (Felder & Robles 2009, Retamal & Moyano 2010). Em parte, devido à falta de estudos taxonômicos associados com estas populações e por que alguns antecedentes moleculares têm demonstrado que as populações de *C. seilacheri* da costa do Pacífico da Nicarágua e México são diferentes (Felder & Robles 2009). No entanto, a maioria das aproximações mais recentes neste grupo tem confirmado que *C. seilacheri* possui uma ampla distribuição geográfica: desde a costa de El Salvador (~13° N) até o centro-sul (37° S) da costa chilena (Sakai 1999, 2005, 2011). Recentemente, Ayón-Parente *et al.* (2013) apresentaram nova evidencia que sugerem que a distribuição de *C. seilacheri* estende-se até a costa de México. As ilustrações fornecidas por esses autores são de fato muito semelhantes com o apresentado neste capítulo de tese para o material coletado na localidade-tipo no El Salvador e Costa Rica, mas requerem-se comparar para ter a certeza que se trata da mesma espécie.

Baseado no presente estudo e os antecedentes proporcionados na literatura, sugere-se a separação desta grande população em duas diferentes: (i) uma pertencente ao *C. seilacheri*, a qual ocorre desde a costa de México até Costa Rica (~19° N – 09° N), (ii) outra pertencente ao *C. garthi*, a qual ocorre entre os 18° S e 37° S da costa chilena. Possivelmente, esta última população também estende-se ao norte na costa peruana, onde foram reportadas algumas populações atribuídas ao gênero *Callichirus* (Tejada 1982, Tejada & Guzmán 1984, Buitron 1998). Espera-se que a informação apresentada neste documento esclareça o estado taxonômico de *C. garthi* na costa chilena, a qual tem sido denominada como *C. seilacheri* por diversos autores na literatura (Hernández & Wehrtmann 2007, Hernández *et al.* 2008, Sakai 2005, 2011, Appeltans *et al.* 2013).

Referências

- Appeltans, W., Bouchet, P., Boxshall, G.A., de Broyer, C., de Voogd, N.J., Gordon, D.P., Hoeksema, B.W., Horton, T., Kennedy, M., Mees, J., Poore, G.C.B., Read, G., Stöhr, S., Walter, T.C. & Costello, M.J. (Eds.) (2012) *World Register of Marine Species*. Available from: <http://www.marinespecies.org> (Accessed July 3 2013).
- Ayón-Parente, M., Hendrickx, M.E., Ríos-Jara, E. & Salgado-Barragán, J. (2013) Records of mud shrimps (Crustacea: Decapoda: Axiidea and Gebiidae) from Pacific Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, doi:10.1017/S0025315413001495
- Bott, R. (1955) Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 2. Litorale Dekapoden, außer *Uca. Senckenbergiana biologica*, 36(1–2), 45–72.
- Buitron, B. (1998) Estudio del ciclo reproductivo de hembras de marucha, *Callinassa garthi* Retamal, 1975 (Crustacea, Decapoda, Callinassidae) en la zona de playa Arica. Tesis para optar el título profesional en Biología. Universidad Particular Ricardo Palma, Lima-Perú. 49 pp.
- Dana, J.D. (1852) Macroura. Conspectus crustaceorum quae in orbis terrarum circumnavigatione, Carolo Wikles e classe Reipublicae Faederatae Duce, lexit et descripsit Jacobus D. Dana, Pars III (Amphipoda n1). *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 2, 201–220.
- Felder, D.R. & Robles, R. (2009) Molecular phylogeny of the family Callinassidae based on preliminary analyses of two mitochondrial genes. In: Martin, J.W., Crandall, K.A. & Felder, D.L. (eds.) *Decapod Crustacean Phylogenetics*. Crustacean Issues. Koenemann, S. (series ed.) Vol. 18. Boca Raton, London, New York: CRC Press, Taylor & Francis Group. Pp. 327–342.

- Hernández, P. & Wehrtmann, I.S. (2007) Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical*, 55, 141–152.
- Hernández, P. Palma, S. & Wehrtmann, I.S. (2008) Egg production of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott 1955) (Decapoda, Callianassidae) in northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 62, 351–356.
- Kensley, B. (1974) The genus *Callianassa* (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) from the west coast of South Africa with a key to the South African species. *Annals of the South African Museum*, 62, 265–278.
- Leach, W.E. (1814) Crustaceology. In: Brewster, D. (ed.) *Edinburgh Encyclopaedia*, Edinburgh, 7(2): 385–437.
- Manning, R.B. & Felder, D.L. (1986) The status of the callianassid genus *Callichirus* Stimpson, 1866 (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 99(3), 437–443.
- Manning, R.B. & Felder, D.L. (1991) Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceeding of the Biological Society of Washington*, 104, 764–792.
- Milne Edwards, A. (1870) Revision du genre *Callianassa* (Leach) et description des plusieurs espèces nouvelles de ce groupe faisant partie de la collection du Muséum. *Nouvelle Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*, 6, 75–101.
- Milne Edwards, H. (1837) Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. Librairie encyclopédique de Roret, Vol. 2. pp 532.

- Retamal, M.A. (1975) Descripción de una nueva especie del genero *Callianassa* y clave para reconocer las especies Chilenas. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 49, 177–183.
- Retamal, M.A. & Moyano, H.I. (2010) Zoogeografía de los crustáceos decápodos chilenos marinos y dulceacuícolas. *Latin American Journal and Aquatic Research*, 38(3), 302–328.
- Sakai, K. (1999) Synopsis of the family Callianassidae, with keys to subfamilies, genera and species, and the description of new taxa (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Zoologische Verhandelingen*, Leiden, 326, 1–152.
- Sakai, K. (2005) Callianassoidea of the world (Decapoda: Thalassinidea). *Crustaceana Monographs* 4, Brill, Leiden-Boston, 286 pp.
- Sakai, K. (2011) Axioidea of the World and a Reconsideration of the Callianassoidea (Decapoda, Thalassinidea, Callianassida). *In*: Fransen, C.H.J.M. & Vaupel Klein, J.C. von (eds.) *Crustaceana Monographs* Vol. 13. Leiden, Brill. pp. 520.
- Say, T. (1818) An account of the Crustacea of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1(5), 235–253.
- Schmitt, W.L. (1935) Mud shrimps of the Atlantic coast of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 93, 1-21.
- Stebbing, T.R.R. (1900) South African Crustacea. *Marine Investigations in South Africa*, 1, 1-66.
- Stimpson, W. (1866) Descriptions of new genera and species of Macrurous Crustacea from the coasts of North America. *Proceedings of the Chicago Academy of Sciences*, 1, 46–48.
- Tejada, E. (1982) Algunos aspectos bioecológicos de la marucha (Crustacea: Macrura) de las playas arenosas del Puerto Eten y Santa Rosa (Departamento

de Lambayeque). Tesis de Licenciado en Biología, Pesquería. Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo. Lambayeque, Perú 55pp.

Tejada, E. & Guzmán C. (1984) Estructura y densidad de población de *Callianassa* (*Callichirus*) *islagrande* S. "marucha" en las playas arenosas de Puerto Eten (Provincia de Chiclayo). Universidad 1: 17-27.

Relação entre o padrão geográfico de abundância e a história de vida do camarão corrupto *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae) ao longo da costa do Chile

Resumo. A hipótese de centro abundância (HCA) é baseada na suposição de que as restrições fisiológicas limitam o desenvolvimento das populações nas bordas de seu intervalo de distribuição. No presente estudo, examina-se a aplicabilidade da HCA em um sistema marinho testando se as previsões fisiológicas são refletidas em variações em larga escala das características de história de vida. Para tanto, espécimes da espécie *Callichirus garthi* foram coletados em sete populações distribuídas ao longo de 2100 km da costa chilena. Em cada população foram avaliados (i) a abundância local, (ii) o tamanho máximo do corpo, (iii) a razão sexual, (iv) a distribuição de frequência de tamanho corporal, e (v) o tamanho da primeira maturidade sexual. Os principais resultados revelaram que *C. garthi* é uma espécie de baixa ocorrência pois esteve presente em somente sete das 61 praias visitadas ao longo da costa chilena. *Callichirus garthi* foi claramente menos abundante nas populações centrais, e aumentou sua abundância em direção as bordas norte e sul da sua distribuição. Este padrão de abundância ajusta-se de forma significativa ao modelo nomeado “abundância as bordas”. No extremo sul e norte da distribuição, a estrutura da população foi composta por indivíduos de todos os tamanhos, em contraste com as localidades do centro, onde os indivíduos estavam concentrados em uma faixa de tamanho mais estreita. Surpreendentemente, nas bordas (norte e sul) a proporção entre os sexos foi extremamente equilibrada. As variáveis físicas (temperatura superficial do água do mar, tamanho de grão), não tiveram influência sobre a variação das

características da história de vida. No entanto, a abundância local foi levemente correlacionada com a distância entre cada localidade eo rio mais próximo e foi fortemente correlacionada com a estrutura da população. Aparentemente, a proximidade de um rio oferece as condições ideais para que *C. garthi* forme populações densas e equilibradas o qual seria um reflexo do sucesso a nível individual que esta espécie atinge em direção às bordas. Os resultados sublinham a importância de incorporar estudos ecológicos, fisiológicos e de história de vida em futuros testes da HCA.

Palavras Chave: Abundância, Tamanho corporal, Tamanho de maturidade sexual, Distribuição de comprimento-tamanho

Resumen. La hipótesis de centro de abundancia (HCA) postula que las restricciones fisiológicas limitan el desarrollo de las poblaciones hacia los bordes de su distribución geográfica. En este estudio, se examinó la aplicabilidad de HCA en un sistema marino testeando si las predicciones fisiológicas se reflejan en la variación a gran escala de los rasgos de la historia de vida. Para llevar a cabo este estudio, fueron colectados individuos de la especie *Callichirus garthi* desde siete localidades distribuidas en 2100 km a lo largo de la costa de Chile. En cada localidad se evaluó (i) la abundancia local, (ii) el tamaño máximo corporal, (iii) la proporción sexual, (iv) la estructura de tallas de la población y (v) el tamaño de la primera madurez sexual. Los principales resultados revelaron que *C. garthi* es una especie de baja ocurrencia en la costa chilena ya que se encontró presente en solo siete localidades de las 61 playas visitadas. *Callichirus garthi* fue claramente menos abundante en aquellas localidades ubicadas en el centro y aumentó hacia los bordes de su distribución en la costa de Chile. Este patrón se ajustó significativamente al modelo de abundancia hacia los

bordes. Hacia los márgenes sur y norte, la estructura poblacional estuvo compuesto por individuos de todos los tamaños en contraste con las localidades del centro donde los individuos estuvieron en un estrecho margen de tamaños. Sorprendentemente en los bordes de la distribución (norte y sur), la proporción de sexos fue extremadamente equilibrada. Las variables físicas (temperatura superficial del mar, tamaño del grano) no tuvieron ninguna influencia sobre la variación de los rasgos de la historia de vida. Sin embargo, la abundancia local estuvo ligeramente correlacionada con la distancia existente entre cada localidad y un río más cercano y también estuvo fuertemente correlacionada con la estructura de la población. Al parecer, la proximidad de un río provee las condiciones óptimas para que *C. garthi* forme poblaciones densas y equilibradas lo cual puede ser el reflejo del éxito que alcanzan los individuos en las localidades de los bordes de la distribución. Los resultados subrayan la importancia de la incorporación de los estudios ecológicos, fisiológicos y de historia de vida en las pruebas futuras sobre la HCA.

Palabras Clave: Abundancia, Tamaño corporal, Talla de maduración sexual, Longitud de frecuencia-talla

Abstract.#The abundant-centre hypothesis (ACH) is based on the assumption that physiological constraints limit populations at the edges of their distributional range. Here I examine the applicability of the ACH in a marine system by testing whether physiological predictions are reflected in large-scale variations of life-history traits. In order to achieve such information, specimens of the model species *Callichirus garthi* were collected from seven populations distributed in 2100 km along the Chilean coast. In each population were evaluated (i) local abundance, (ii) maximum body size, (iii) sex-ratio, (iv) length-size frequency distribution, and (v) size at maturity. The main

outcomes revealed that *C. garthi* is a species of low occurrence which was present in seven of all visited beaches ($N = 61$) along the Chilean coast. *Callichirus garthi* was clearly less abundant within local populations near the centre and increased towards the northern and southern edges of its distribution. This pattern of abundance was significantly fitted by the abundant edge model. At the southern end and northern of the distribution, population structure was composed by individuals of all sizes in contrast with localities from the centre where individuals were concentrated in a narrow size range. Surprisingly at the edges (north and south), the sex ratio was extremely balanced. Physical variables (sea surface temperature, grain size) had not influences on variation of life-history traits. However, the local abundance was slightly correlated with the distance between each locality and the closest river and was strongly correlated with population structure. Apparently, the proximity of a river provides the optimal conditions to that *C. garthi* forms dense populations and balanced which would be a reflex the individual-level success that this species reaches towards the edges. The results underline the importance of incorporating ecological, physiological and life-history studies in future tests of the ACH.

Key Words: Abundance, Body size, Size at maturity, Sex ratio, Length size distribution

Introdução

A distribuição local e regional de uma espécie é influenciada por uma serie de fatores abióticos e bióticos que em conjunto determinam sua distribuição geográfica (e.g. Andrewartha & Birch 1954, Krebs 1978, Brown 1984, Brown *et al.* 1995, Sagarin & Gaines 2002a). Estes fatores não só afetam a distribuição, mas também geram diferenças na abundância das populações em todo o intervalo de distribuição de uma

espécie (Enquist *et al.* 1995, Sagarin & Gaines 2002b). No caso das espécies amplamente distribuídas, o estudo dos padrões geográficos da variação da abundância oferece uma visão sobre os processos subjacentes que moldam a distribuição da população e dos limites de intervalo (Gilman 2006a). Nesse contexto, a Hipótese do Centro da Abundância (HCA) prediz que a abundância de uma espécie deve ser maior no centro do seu alcance geográfico e por sua vez, diminuir nas regiões marginais do gradiente geográfico (Brown 1984, Brown *et al.* 1995, Enquist *et al.* 1995). Este princípio é baseado no seu homônimo de Brown (Brown 1984) o qual é uma extensão do conceito de nicho de Hutchinson (Hutchinson 1957), e assume que as condições de vida são ótimas ao centro da distribuição e que a abundância local é um reflexo do sucesso individual.

Muitas das distribuições nas espécies comuns não diferem significativamente da distribuição normal, ou curva Gaussiana (e.g. Andrewartha & Birch 1954, Krebs 1978, Brown 1984, Brown *et al.* 1995, Sagarin & Gaines 2002a,b, Rivadeneira *et al.* 2010). Isto é, a abundância populacional local em espécies amplamente distribuídas sofre uma progressiva diminuição a partir do centro em direção as bordas da distribuição geográfica (Fig. 1A). Porém, recentes estudos têm demonstrado que o padrão geográfico da abundância de muitos invertebrados marinhos não segue o princípio de Brown (e.g. Sagarin & Gaines 2002b, Defeo & Cardoso 2002, Gilman 2005, Rivadeneira *et al.* 2010) e que a abundância pode adotar um padrão geográfico completamente diferente (Fig. 1C-D) daquele esperado em populações naturais.

Diferentes abordagens ecológicas têm mencionado que a abundância de uma espécie é regulada por vários gradientes ambientais (Andrewartha & Birch 1954, Cox & Moore 1985, Enquist *et al.* 1995, Gilman 2006b), os quais modelam a distribuição espacial da abundância (e.g. um gradiente de temperatura ou salinidade). Nesse

panorama, a abundância alcançará seu valor máximo nas áreas onde as condições ambientais são ótimas para os indivíduos da população, enquanto que naqueles lugares onde os indivíduos são submetidos a condições desfavoráveis para seu desenvolvimento, a abundância populacional diminuirá até chegar a zero (Brown 1984). Nesta última instância, o ambiente torna-se muito radical para a sobrevivência dos indivíduos (Gilman 2006a).

FIGURA 1. Quatro modelos hipotéticos que descrevem a distribuição dos traços da história de vida e abundância ao longo do intervalo de distribuição geográfico em espécies amplamente distribuídas (modificado de Sagarin & Gaines 2002a): (a) normal, (b) abundância as bordas, (c) abundância ao sul e (d) abundância ao norte. O grau de ajuste de cada modelo aos dados empíricos foi avaliado através da estimação da soma dos desvios quadrados (SDQ, desvio é indicado pelas setas) para localidades que excedam o limite de restrição (pontos abertos).

Vários estudos recentes têm tentado ligar os padrões geográficos da abundância com os traços da história de vida das espécies (e.g. proporção sexual, recrutamento, entre outros) proporcionando um marco integral mais elaborado sobre a forma que a distribuição da abundância toma ao longo de um determinado intervalo de distribuição geográfico (Sagarin & Gaines 2002b, Defeo & Cardoso 2002, Gilman 2006b, Rivadeneira *et al.* 2010, Fenberg & Rivadeneira 2011). Em alguns casos, a variação geográfica tem sido relacionada à existência de diferentes taxas de sobrevivência que provocam a eliminação de indivíduos pertencentes a um determinado sexo em áreas extremas (Rivadeneira *et al.* 2010) ou também esta variação tem sido associada com fatores dependentes de densidade, que afetam o tamanho dos indivíduos e que produzem um gradiente latitudinal na abundância (Defeo & Cardoso 2002). Outros estudos têm mencionado que as baixas abundâncias nos limites polares são relacionadas desde uma limitação no recrutamento até uma diminuição das capacidades reprodutivas dos adultos e/ou uma diminuição da sobrevivência nas bordas (Zacherl *et al.* 2003, Gilman 2006a,b, Sanford *et al.* 2006).

Devido que a costa chilena tem uma orientação norte-sul predominante e, portanto, a distribuição geográfica dos invertebrados costeiros que ocorrem neste eixo espacial é também quase linear, as margens continentais de Chile oferecem um modelo ideal para estudar os processos biogeográficos que afetam as espécies amplamente distribuídas. Por exemplo, as oscilações graduais nas condições oceanográficas e climáticas que são observadas ao longo da costa chilena (Strub *et al.* 1998, Camus 2001, Thiel *et al.* 2007) afetam a distribuição geográfica (Lancellotti & Vásquez 1999, 2000, Astorga *et al.* 2003, Rivadeneira & Fernández 2005) e também produzem a variação latitudinal em algumas das características da história de vida de organismos costeiros (e.g. Hernáez 2001, Brante *et al.* 2004, Rivadeneira *et al.* 2010).

Aqui, eu usarei como espécie modelo o camarão corrupto *Callichirus garthi* (Retamal 1975) (Decapoda, Axiidea, Callianassidae), o qual tem uma ampla distribuição geográfica ao longo da costa do Pacífico Leste da América do Sul, desde o Peru (5° S) até o Chile (36° S) (Tejada 1982, Retamal & Moyano 2010). Este camarão talassinídeo (nome assinalado em inglês “thalassinidean shrimp” para definir a todas as espécies pertencentes as infraordens Axiidea e Gebiidea) é um das mais características espécies de praias de areia ao longo da costa do Chile (Aste & Retamal 1983, Retamal & Moyano 2010). *Callichirus garthi* usualmente ocorre na zona entremarés de praias dissipativas onde constroi uma complexa rede de galerias interconectadas, as quais são geralmente ocupadas por mais de um indivíduo (erroneamente nomeado como *C. seilacheri* em Hernáez & Wehrtmann 2007).

Como outras espécies de camarões corruptos (Dworschak 2012), *C. garthi* é frequentemente coletado como isca de pesca, comercial ou recreacional em algumas cidades costeiras do Chile, onde contribuem para a renda familiar dos coletores locais (PH, pers. obs.). O ciclo de vida e dinâmica populacional de *C. garthi* está fortemente relacionado com a variação da temperatura e dos sedimentos, e sua reprodução de tipo sazonal intensifica-se durante os meses mais frios (Hernáez & Wehrtmann 2007). Aqui, no presente estudo testei-se essas idéias, analisando a variação geográfica na abundância e as características da história de vida (abundância, o tamanho máximo do corpo por sexo, razão sexual, a distribuição de frequências de comprimento, e tamanho na maturidade sexual) de *C. garthi* ao longo da costa chilena (18°–37° S), em aproximadamente 2100 km e abrangendo a maior parte da distribuição latitudinal desta espécie. Hipotetizo-se que (i) a variação geográfica da abundância deve seguir a predição da HCA, e que (ii) os padrões geográficos das características da historia de

vida devem refletir a existência de diferentes mecanismos de controle equatorial (termal/limite fisiológicos) e polar (reprodutivo/limite larval).

Materiais e métodos

Espécie modelo e seu estado taxonômico

A espécie chilena *Callichirus garthi* (Retamal, 1975) tem sido considerada desde Sakai (1999) como uma sinonímia-júnior de *C. seilacheri* da costa do Pacífico da América Central. No entanto, esta sinonímia foi avaliada no segundo capítulo desta tese, concluindo que ambas espécies são morfologicamente distintas, por tanto, *C. garthi* é uma espécie válida. As diferenças morfológicas entre ambas espécies foram completamente detalhadas no capítulo anterior desta tese. O material coletado ao longo da costa do Chile confirmou que a identidade taxonômica destas populações corresponde à espécie *C. garthi*. Baseado nos dados obtidos no segundo capítulo desta tese, sugere-se a separação da grande população de *C. seilacheri* ao longo do Pacífico Leste em duas diferentes populações: (i) uma pertencente a espécie *C. seilacheri*, a qual ocorre desde a costa de México até Costa Rica (~19° N – 08° N), e (ii) outra pertencente ao *C. garthi*, a qual ocorre entre os 18° S e 37° S da costa chilena. Possivelmente, esta última população também estende-se ao norte na costa peruana, onde foram reportadas algumas populações atribuídas ao gênero *Callichirus* (Tejada 1982, Tejada & Guzmán 1984, Buitron 1998).

Área de estudo e método de coleta de material biológico

Os espécimes de *C. garthi* foram coletados na zona de entremarés ao longo da costa do Chile abrangendo c. 19° de latitude, equivalente a 2100 km (Fig. 2). Um total de 61 praias foi visitado durante o período de estudo, encontrando-se apenas sete

localidades onde *C. garthi* esteve presente (Fig. 2). As praias foram visitadas durante o verão austral da América do Sul (março 2011, com um período de estudo < 1 mês) pelo que o padrão registrado deve ser considerado uma fotografia do momento. Porém, a informação previa sobre *C. garthi* indica que esta espécie alcança sua máxima abundância durante o verão (Hernández & Wehrtmann 2007). Portanto, as informações obtidas aqui sobre abundância e as características da história de vida de *C. garthi* devem ser consideradas como representativas desta espécie devido época em que foi realizado o estudo e à relativa simultaneidade da amostragem. Neste estudo eu usei frequentemente o termo abundância para me referir à densidade populacional local, e os termos raro e comum (ou abundante) para descrever os valores extremos da densidade.

Em cada praia onde foi encontrado *C. garthi*, a posição geográfica foi registrada usando um GPS (Garmin eTrex 10). Nestes sítios foram obtidas três amostras de sedimento para caracterizar de forma granulométrica o tipo de sedimento onde *C. garthi* constrói suas galerias. Os sedimentos foram classificados conforme a Wentworth (1922). Para conhecer a pressão de extração que existe em torno às populações de *C. garthi* ao longo da costa chilena foram feitas entrevistas aos pescadores locais. Esta informação permitiu classificar o esforço pesqueiro (EP) nas seguintes categorias: (i) sem pressão de extração ('-'); (ii) pressão de extração menor ('+', < 100 camarões capturados por dia); (iii) pressão de extração mediana ('++', entre 101 e 200 camarões capturados diariamente); (iv) pressão de extração maior ('+++', >201 camarões capturados por dia). Eu também registrei a temperatura superficial do mar ($\pm 0.1^{\circ}\text{C}$, TSM) e a distancia (km) entre cada população de *C. garthi* e o rio mais próximo. Os valores destes parâmetros são listados na tabela 1.

FIGURA 2. Mapa da área de estudo na costa do Pacífico da América do Sul mostrando os sítios onde *Callichirus garthi* estava presente (círculos completos) ou ausente (círculos vazios) (figura da esquerda). LM, Las Machas; CH, Chipana; HN, Hornitos; TT, Taltal; TG, Tongoy; PB, Playa Blanca; LG, Lenga.

As entradas das galerias construídas por *C. garthi* são facilmente identificadas ao nível superficial por sua morfologia (tipo vulcão) e diâmetro ($0,8 \pm 0,03$ mm PH, obs. pers.). Em cada localidade, o processo de amostragem foi contínuo e demorou 3 h. Os espécimes foram capturados com uma bomba de sucção manual (diâmetro = 7,7 cm, comprimento total = 100 cm) bombeando cinco vezes em cada toca em procura dos camarões corruptos. É muito importante dizer que depois que as tocas são

amostradas o sedimento destas galerias colapsa o qual impede que as mesmas galerias sejam amostradas mais de uma vez. Conforme Rodrigues (1966), o método de sucção com bomba manual é um método muito eficiente para coletar organismos que constroem galerias na areia em áreas de entremarés. A minha experiência indica que a maioria dos organismos dentro de uma galeria complexa, como as que *C. garthi* constrói, são coletados por este método de sucção manual. Depois de coletar os camarões das galerias, os espécimes foram lavados cuidadosamente com água do mar e fixados em álcool (70%), até ser posteriormente analisados no laboratório.

Cada espécime foi identificado seguindo os caracteres que definem a esta espécie (Retamal 1975, veja também cap.2 desta tese) e medido com um paquímetro de precisão ($\pm 0,1\text{mm}$). Posteriormente os indivíduos foram agrupados em machos (MA) e as fêmeas (FE), conforme as características que definem cada sexo nesta espécie (Retamal 1975). As seguintes medições corpóreas foram feitas: comprimento da carapaça (CC: desde a região anterior da órbita ocular até a parte posterior da carapaça), comprimento do carpo do quelípodo maior (CCQ: entre as duas articulações do carpo). O estágio de desenvolvimento das gônadas nas fêmeas foi baseado na cor das gônadas e seu tamanho (largura máxima, Tabela 2).

TABELA 1. Temperatura superficial da água do mar (TSM), granulometria do sedimento, esforço pesqueiro e a distancia (km) entre cada população do camarão corrupto *Callichirus seilacheri* e o rio mais próximo, ao longo da costa de Chile. -, sem pressão de extração; +, pressão de extração menor; ++, pressão de extração mediana; +++, pressão de extração maior.

Localidade	Latitude (S)	N (M:F)	Tamanho corporal (CC, mm)	TSM (°C) Média ± DP	Granulometria (mm) Média ± DP	Esforço pesqueiro (camarões/dia)	DRMP (km)
Las Machas	18°26'14"	107 (53:54)	3,8 – 23,3	21,0 ± 2,1	0,64 ± 0,09	+++	Lluta (3,0)
Chipana	21°18'57"	11 (07:04)	16,8 – 24,8	19,2 ± 2,2	0,61 ± 0,03	-	Loa (12,9)
Hornitos	22°55'31"	43 (31:12)	12,9 – 23,3	20,8 ± 1,7	0,56 ± 0,06	+	Loa (166,4)
Taltal	25°22'39"	23 (12:11)	11,9 – 20,7	17,8 ± 1,9	0,52 ± 0,02	-	Copiapó 220,6
Tongoy	30°15'12"	29 (16:13)	9,6 – 19,8	16,4 ± 1,5	0,60 ± 0,01	-	Tongoy (0,3)
Playa Blanca	33°30'36"	76 (19:57)	13,5 – 25,9	17,8 ± 1,3	0,59 ± 0,03	++	Maipo (11,3)
Lenga	36°46'00"	134 (66:68)	7,6 – 21,3	14,6 ± 1,1	0,42 ± 0,06	+++	Bio Bio (5,5)
Total	18° - 36°	423 (204:219)	3,8 – 25,9	14,6 – 21,0	0,42 – 0,64		

TABELA 2. Diagnose dos estágios de desenvolvimento do ovário baseado na cor das gónadas e seu tamanho nas diferentes populações de *Callichirus* ao longo da área de estudo. OND, ovário não desenvolvido; I, imaturo; ED, em desenvolvimento; D, desenvolvidas; PS, pronto ao desova.

Estágio	Características macroscópicas
OND	Ovário visivelmente não desenvolvido, imperceptível à vista.
I	Ovário bastante fino (inferior a 40% da largura dos somitos abdominal); ovário filamentosos e translúcido; incolor a translúcida.
ED	Ovário ocupa entre 41-60% do comprimento dos somitos abdominal e perdeu a sua translucidez; ovário é de cor laranja clara.
D	O ovário ocupa entre o 61-80% do comprimento total dos somitos abdominal; gônada mais larga e ocupa a metade da superfície dorsal abdominal; ovário é de cor laranja até vermelho clara.
PD	O ovário ocupa entre o 81-100% do comprimento total dos somitos abdominal; gônada ocupa toda a cavidade dorsal do abdômen; óvulos são visíveis a olho nu; ovário é de cor laranja escura até vermelho intenso.

Análise dos dados

A informação obtida foi usada para calcular as seguintes variáveis: (i) abundância, (ii) tamanho corpóreo máximo, (iii) proporção sexual, (iv) distribuição de frequência por tamanho, e (v) maturidade sexual. A abundância foi estimada em termos da densidade (veja secção anterior dentro deste capítulo) por que a maioria da informação proveniente da literatura está expressa nesta unidade. A densidade foi calculada como o número total de tocas dividido pelo número total de replicas registrada em cada sitio e foi expressa como o número de tocas por m². O tamanho

máximo corpóreo foi calculado como o 95% da distribuição de frequência por tamanho por cada sexo, uma medida menos susceptível ao erro que o exemplar maior encontrado por localidade (Rivadeneira *et al.* 2010).

A proporção sexual foi estimada como o número total de fêmeas dividido pelo número total de machos obtidos em cada localidade. As diferenças entre o valor empírico e esperado (1:1) foram testadas através do estatístico de Chi-Quadrado (χ^2), mas as conclusões devem ser interpretadas com cuidado por que o número de indivíduos mostrou grandes variações ao longo do intervalo latitudinal, e por isso o teste tem baixo poder naquelas localidades onde foram capturados poucos espécimes (e.g. em Chipana, veja Tabela 1). A distribuição do tamanho de cada população foi estimada agrupando aos exemplares de cada categoria em classes de tamanho de 1 mm (comprimento da carapaça, CC), os quais foram depois projetados em um histograma para comparar a estrutura das populações em diferentes latitudes. O componente normal de cada sexo foi separado usando o método do Bhattacharya e confirmado pela rotina Normsep, as duas incluídas no programa FiSAT (Gayanilo *et al.* 1996). Esta análise é baseada na identificação das coortes médias e permite separar cada componente modal.

A maturidade sexual pode ser estimada através de diferentes critérios em um sentido fisiológico ou morfológico. No presente estudo, a maturidade das fêmeas foi calculada através do tamanho no qual 50% das fêmeas levavam gônadas em estágios de desenvolvimento avançado (D+PD, veja Tabela 2). No caso dos machos, este tamanho foi calculado através de análise biométrica da relação CCQ x CC o ponto onde o quelípodo maior dos machos alonga-se extremamente em relação ao comprimento da carapaça. Este aspecto reprodutivo foi estimado exclusivamente em populações onde foi achado um número suficiente de indivíduos.

Testando a Hipótese do Centro da Abundância (HCA)

Analisei as tendências de larga escala na variação das características da história de vida de *C. garthi*. Porque a costa chilena corre principalmente em uma direção norte-sul, as tendências latitudinais podem refletir tendências geográficas generalizadas. Para facilitar as comparações intra-populacionais foi testado se as características populacionais de *C. garthi* variam ao longo da posição relativa de cada localidade com respeito ao intervalo latitudinal total desta espécie na costa do Chile. Isso foi feito usando a expressão proposta por Enquist *et al.* (1995) and Sagarin & Gaines (2002a): $RI = 2(L - S) / R$; onde RI é o índice do intervalo ou posição relativa de cada localidade ao longo do intervalo (variando entre -1 = extremo norte, 0 = centro do intervalo, 1 = extremo sul), L corresponde à localização de cada localidade (em graus de latitude), S é o ponto latitudinal médio do intervalo geográfico da espécie, e R corresponde ao intervalo latitudinal (em graus de latitude). Como muitas das espécies distribuídas na província Chileno-Peruana (Camus 2001), *C. garthi* têm seu limite norte de distribuição aproximadamente aos 5° S (Chirichigno 1970, Retamal 1981), isto é fora da área de estudo. Pelo contrario, o limite sul da distribuição de *C. garthi* está bem estabelecido nos 37° S pelos diferentes registros reportados em literatura (e.g. Retamal 1981, Retamal & Moyano 2010). Então, a região do estudo abrangeu a maioria do intervalo latitudinal da espécie estudada (60%, Fig. 2), de modo que o padrão observado pode ser considerado como representativo.

A variação dos padrões a grande distância da história de vida foram ajustados a quatro modelos hipotéticos (Fig. 1A-D), seguindo o procedimento descrito por Sagarin & Gaines (2002b). Estes modelos representam os padrões mais comuns de abundância descritos para diferentes espécies ao longo de seu intervalo de distribuição geográfica (Sagarin & Gaines 2002a, Gaston 2003, Sagarin *et al.* 2006). O primeiro

modelo (normal, Fig. 1A) descreve que a máxima abundância de uma espécie segue o modelo da distribuição normal com as máximas densidades no centro da distribuição e mínimos valores ao extremo norte e sul. O segundo modelo (abundância as bordas, Fig. 1B) assume o padrão inverso. Os demais modelos (abundância ao sul e ao norte, Fig. 1C, D) assumem que as máximas abundâncias decrescem ao sul e ao norte do intervalo de distribuição da espécie. O grau de ajuste de cada modelo aos dados observados foi avaliada através do cálculo da soma dos desvios quadrados (SDQ) das localidades de restrição que excedam o limite gerado por cada modelo (Fig. 1A-D). Os valores próximos a zero indicaram um bom ajuste entre o modelo e os dados observados. A significância dos valores observados de SDQ foi avaliada gerando 10.000 valores aleatórios de RI e da abundância relativa. O ajuste dos modelos foi considerado bom quando o valor observado de SQR foi menor que 5% da distribuição aleatória.

Relação dos características da história de vida e os parâmetros ambientais

Com o intuito de examinar a relação existente entre as características da história de vida de *C. garthi* (e.g. tamanho corpóreo máximo, proporção sexual, etc.) e os diferentes parâmetros ambientais medidos neste estudo (e.g. temperatura, tamanho de grau, etc.) foi realizado um teste de correlação de produto-momento de Pearson (Zar 1999). A hipótese nula deste teste estatístico foi baseada na ausência de correlação entre as variáveis biológicas e ambientais. Previamente, todas as variáveis usadas neste análise foram transformadas em raiz quadrada ($+ 0,5$) em ordem a cumprir com os supostos de normalidade (Shapiro & Wilk 1965).

Resultados

Distribuição geográfica

O estudo da distribuição latitudinal de *Callichirus garthi* ao longo da costa do Chile confirmou que esta espécie encontra-se presente desde os 18°26' S até 36°46' S. Este camarão corrupto esteve presente em 11,5% (N = 7) de todas as praias visitadas (N = 61), portanto considera-se como uma espécie de baixa frequência de ocorrência na costa chilena. Deste modo, a sua distribuição geográfica revelou um padrão de distribuição espacial de agregação descontínua (Fig. 1). No extremo sul, eu não fui capaz de localizar alguma população de *C. garthi* além do limite sul reportado na literatura. Esta espécie não foi encontrada em cinco localidades diretamente ao sul do 36°46' S (Fig. 2) apesar de uma busca exaustiva. O limite norte na costa chilena foi estabelecido em Las Machas (18°26' S) onde esta espécie chegou a alcançar sua máxima abundância (Fig. 3).

Padrão geográfico de abundância

Callichirus garthi foi claramente menos abundante nas populações localizadas próximas ao centro da sua distribuição (~27° S) aumentando em direção aos extremos norte e sul da sua distribuição na costa do Chile (Fig. 3). Este padrão de abundância foi significativamente ajustado ao modelo de abundância as bordas (Tabela 3, Fig. 1B).

TABELA 3. Grau de ajuste dos valores observados das características demográficas de *Callichirus garthi* a cada modelo hipotético para os dados obtidos em 7 localidades ao longo da costa do Chile. Os valores significantes são mostrados em negrito. SDQ, somatória dos desvios quadrados; R, coeficiente de correlação produto momento de Pearson.

	Densidade	Razão Sexual	Tamanho máximo Corpóreo		Tamanho de maturidade sexual		Estrutura populacional
	Tocas/m ²	M:F	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	Total
Modelo	SDQ (R)	SDQ (R)	SDQ (R)	SDQ (R)	SDQ (R)	SDQ (R)	SDQ (R)
Normal	46,96 (-0,86)	4,51 (-0,03)	39,37 (-0,04)	31,61 (-0,09)	39,08 (0,08)	45,38 (0,10)	882,24 (0,53)
Abundância as bordas	46,94 (0,88)	4,50 (0,06)	39,31 (0,06)	31,52 (0,11)	38,72 (0,09)	44,81 (0,11)	859,34 (0,54)
Abundância ao sul	205,17 (0,15)	3,50 (0,48)	36,82 (-0,26)	31,08 (-0,16)	42,49 (0,00)	50,07 (0,01)	1862,01 (0,00)
Abundância ao norte	210,14 (-0,02)	6,16 (-0,48)	37,68 (0,21)	31,39 (0,13)	42,46 (0,01)	49,92 (0,01)	1810,69 (0,03)

O máximo da abundância local de *C. garthi* foi medido em Las Machas (18°26' S) com uma média de 16,4 ($\pm 6,30$) tocas por m². Na porção mediana do intervalo, desde Chipana (21°19') até Tongoy (30°15') esteve caracterizada por uma variação menor da abundância local de entre 3,23 e 3,40 tocas por m² (Fig. 3). No extremo sul da distribuição, a abundância local registrou um incremento notável desde Playa Blanca (33 ° 27 S) e alcançou níveis similares aos registrados no extremo norte. De fato, a média da abundância local aumentou mais de duas vezes desde 5,70 tocas por m² no sul em Playa Blanca (33°27' S) até 15,20 tocas por m² no extremo sul em Lenga (36°46' S).

FIGURA 3. Distribuição latitudinal da densidade de tocas (m²) e o esforço pesqueiro no camarão corrupto *Callichirus garthi* ao longo da costa chilena. -, sem pressão de extração; +, pressão de extração menor; ++, pressão de extração mediana; +++, pressão de extração maior; LM, Las Machas; CH, Chipana; HN, Hornitos; TT, Taltal; TG, Tongoy; PB, Playa Blanca; LG, Lenga.

Encontra-se categorizada uma localidade do extremo norte e sul do Chile como sujeitas a uma alta pressão de extração pesqueira (+++) e outra do sul como em

vulnerabilidade mediana (++). Todos estes sítios foram localizados as bordas norte e sul do intervalo de distribuição de *C. garthi* ao longo da costa do Chile (Fig. 3). Ao centro do intervalo a maioria das localidades não esteve submetida ao nenhuma pressão de extração pesqueira (-), exceto em Hornitos (23°04' S) onde é coletado diariamente um escasso numero de camarões (Fig. 3). Curiosamente, deve notar-se que os sítios na categoria sem pressão de colheita ('-') consistentemente alcançaram abundâncias mais baixas que as localidades classificadas nas categorias desde + ao +++ (alta vulnerabilidade, Fig. 3).

Padrão geográfico da estrutura populacional, tamanho corpóreo e razão sexual

Um total de 423 espécimes de *C. garthi* foi coletado ao longo da costa do Chile, dos quais 204 foram machos (48%) e 219 fêmeas (52%). Os machos mediram desde 3,8 até 25,9mm CC, enquanto que as fêmeas entre 4,3 ao 25,8mm CC. A média do CC dos machos foi significativamente maior ($t_s = -2,52$; $p < 0,05$) que as de as fêmeas ($16,2 \pm 5,40$ versus $17,6 \pm 5,38$ mm CC, respectivamente). Em geral, a estrutura de tamanhos em ambos sexos foi polimodal na maioria das localidades, exceto em Chipana onde o número de indivíduos capturados foi tão baixo que impediu realizar o análise de coorte (Fig. 4A). É interessante notar que, em Playa Blanca foi detectado uma e duas coortes em machos e fêmeas (respectivamente), no entanto estes grupos de idade estiveram compostos principalmente por indivíduos de grande tamanho (machos $> 20,3$ mm CC; fêmeas $> 20,6$ mm CC). No extremos norte e sul da distribuição, a estrutura da população de *C. garthi* esteve composta por indivíduos de todos os tamanhos (Las Machas: 3,8-23,3 mm CC; Lenga: 7,6 – 21,3 mm CC) em contraste com as localidades localizadas ao centro onde os indivíduos estiveram concentrados em um estreito intervalo de tamanhos (Fig. 4). Surpreendentemente, nas

duas localidades localizadas na fronteira norte e sul, a proporção de sexos foi extremamente equilibrada (Fig. 4). Tendo em vista que o intervalo total do corpo (CC) obtido ao longo da costa chilena representa 100% da variação de tamanhos nesta espécie, a percentagem do intervalo de tamanhos de cada localidade apresentou uma distribuição latitudinal similar ao modelo de abundância aos extremos (Fig. 5). O tamanho máximo corpóreo dos machos e as fêmeas não mostraram uma tendência latitudinal e sua distribuição geográfica não se ajustou significativamente a nenhum modelo (i.e. baixos valores de SDQ; Tabela 3). Conforme o tamanho máximo estimado nos machos e nas fêmeas, ambos sexos alcançaram latitudinalmente seu máximo valor em Playa Blanca (machos: 25,9 mm CC; fêmeas: 25,3 mm CC) comparado com os máximos valores detectados em outras localidades (e.g. Lenga, machos: 19,1 mm CC; fêmeas: 18,8 mm CC).

FIGURA 4. Variação em grande escala da estrutura populacional por sexo (A) e a proporção sexual (B) no camarão corrupto *Callichirus garthi* ao longo da costa chilena. O asterisco denota diferenças estatísticas entre o valor observado e esperado 1:1.

A proporção sexual não mostrou nenhuma tendência latitudinal e tampouco sua distribuição geográfica se ajustou a alguns dos modelos usados neste estudo (i.e. baixo valor de SDQ; Tabela 3). Na maioria das localidades *C. garthi* formou populações sexualmente equilibradas, exceto em Hornitos (23°04' S) e Playa Blanca (33°27' S) onde o desvio foi significativamente favorável aos machos (1:0,39) e fêmeas (1:3,00), respectivamente (Fig. 4B). A proporção de sexos foi particularmente alta (tendenciosa para fêmeas) em Playa Blanca, até três vezes mais, em comparação com outras localidades. Nenhuma fêmea ovigera foi detectada durante o amostragem latitudinal.

FIGURA 5. Variação latitudinal do intervalo de tamanho por localidade em relação ao intervalo total do corpo (3,8-25,9mm CC) no camarão corrupto *Callichirus garthi* ao longo da costa do Chile. LM, Las Machas; CH, Chipana; HN, Hornitos; TT, Taltal; TG, Tongoy; PB, Playa Blanca; LG, Lenga.

O tamanho de primeira maturidade sexual nos machos e nas fêmeas não mostrou uma tendência latitudinal (teste de Pearson: machos $r_s = -0,05$; $p > 0,05$; Fêmeas $r_s = -0,08$; $p > 0,05$) e os valores para cada sexo não se ajustaram a nenhum dos modelos hipotéticos (Tabela 3). O tamanho individual das fêmeas com gônadas em estágio avançado de desenvolvimento (estágios D+PD) diminuiu para Tongoy ($30^{\circ}15' S$) e posteriormente aumentou para o sul em Playa Blanca ($33^{\circ}27' S$). Para o sul de Playa Blanca, em Lenga ($36^{\circ}46' S$), o tamanho individual marcou seu valor menor ao longo da costa do Chile (Fig. 6). Uma tendência similar foi detectada no tamanho da primeira maturidade sexual dos machos (Fig. 6).

FIGURA 6. Distribuição latitudinal da maturidade sexual em machos e as fêmeas no camarão corrupto *Callichirus garthi* ao longo da costa do Chile. LM, Las Machas; CH, Chipana; HN, Hornitos; TT, Taltal; TG, Tongoy; PB, Playa Blanca; LG, Lenga.

Variações latitudinais da história de vida e os parâmetros ambientais

A temperatura superficial da água do mar mostrou uma correlação significativa com o incremento da latitude (teste Pearson: $r_s = -0,90$; $p < 0,01$). O valor da TSM diminui em aproximadamente 30% desde o extremo norte até o sul da distribuição de *C. garthi* ao longo da costa chilena. As variáveis (TSM, tamanho de grau) não tiveram nenhuma influencia sobre a abundância e as características da historia de vida de *C. garthi* (e.g. proporção sexual, tamanho corpóreo, etc.). Curiosamente, a abundância local estava levemente correlacionada com a distancia existente entre cada população e os rios mais próximos (teste Pearson: $r_s = -0,46$; $p < 0,05$) e esteve fortemente correlacionada com a estrutura populacional (teste Pearson: $r_s = 0,88$; $p < 0,01$).

Discussão

Distribuição geográfica da abundância

A pressão selectiva do ambiente gera diferentes modelos de distribuição de abundância (e.g. normal, abundância as bordas, etc.). Estes modelos têm sido discutidos na literatura (veja a introdução) sendo o consenso geral que a distribuição normal constitui o modelo mais comum de distribuição da densidade nas populações naturais (Brown 1984). Em *C. garthi*, a densidade ajustou-se ao modelo hipotético da abundância as bordas (Figs. 2B, 3) o qual contradiz a hipótese de centro de abundância proposta por Brown (1984). O modelo de distribuição de abundância de *C. garthi* pode ser considerado como uma exceção nas populações naturais devido a que na maioria dos estudos prévios nesta matéria o modelo usualmente reportado é o modelo normal de abundância para um dos extremos (Sagarin & Gaines 2002b, Rivadeneira *et al.* 2010, Fenberg & Rivadeneira 2011).

Não há dúvida de que a abundância de uma espécie é intimamente relacionada com uma série de fatores físicos, bióticos e antrópicos os quais regulam a sobrevivência e reprodução dos indivíduos em cada ambiente (Andrewartha & Birch 1954, Kendeigh 1974, Brown 1984, Cox & Moore 1985, Brown *et al.* 1996). Estes requerimentos ambientais definem as dimensões do nicho multidimensional descrito por Hutchinson (1957) para cada espécie e provavelmente também definem o nicho no caso de *C. garthi*. *Callichirus garthi* é uma espécie fossorial que obtém toda a energia para seu crescimento e reprodução a partir da ingestão de material orgânico contido no sedimento (Soto *et al.* 2002, Hernáez & Wehrmann 2007), assim, a dimensão de seu nicho deve estar intimamente relacionado com fatores que regulam a entrada de nutrientes (por exemplo, a distância existente entre cada população eo rio mais próximo). De fato, parece ser que esta hipótese é verdade porque a abundância

local mostrou uma correlação significativa com a distância existente entre cada população e o rio mais próximo. Da mesma forma, esta hipótese é também suportada pelo fato que os picos da abundância são registados em Las Machas e Lenga (fig. 3), ambas localidades intimamente relacionadas com os rios Lluta e Biobio, que estão situados a 3,0 e 5,5 km (respectivamente). Ao parecer, a distancia que existe entre as populações de *C. garthi* e os rios desempenha um papel importante no sucesso a nível individual e consequentemente no valor que alcaça a abundância local especificamente à as bordas.

Relação entre a razão sexual e abundância

Excetuando em Hornitos e Playa Blanca, a população de *C. garthi* ao longo da costa chilena tende a ser dominado por um número equilibrado de machos e fêmeas. Este fato sugere que os machos e as fêmeas de *C. garthi* ocorrem dentro das galerias em uma proporção similar ao longo da costa do Chile. Esta especulação contradiz a informação previa sobre que *C. garthi* forma complexos sistemas de galerías, os quais são habitados por um macho dominante e varias fêmeas (Hernández & Wehrtmann 2007). Os resultados do presente estudo confirmam parcialmente a observação destes autores no sentido que *C. garthi* efetivamente constroi sistemas complexos de galerias ao longo de toda a costa chilena. No entanto, parece ser que esta espécie normalmente habita dentro das galerias em casal (um macho e uma fêmea).

Surpreendentemente, a razão sexual foi extremamente equilibrada em Las Machas e Lenga ambas localidades onde a densidade local atingiu valores mais elevados. Informação anterior confirma que a proporção sexual de *C. garthi* em Las Machas é relativamente estável ao longo do ano (Hernández & Wehrtmann 2007). Este permite postular que *C. garthi* encontra em Las Machas as condições ideais para

formar populações estáveis, o qual também pode estar acontecendo em Lenga onde a razão sexual foi extremamente equilibrada. De um ponto de vista ecológico, este argumento apoia a ideia de que para as bordas da distribuição, *C. garthi* encontra as condições ideais para seu desenvolvimento e, por tanto, desenvolver populações equilibradas.

A proporção de machos e fêmeas de *C. garthi* foi maximizada exclusivamente em Hornitos e Playa Blanca (respectivamente). Conforme aos modelos teóricos, se a sobrevivência dos indivíduos pertencentes a ambos sexos é afetada de forma diferencial, então a proporção sexual da população deveria ser diferente da razão 1:1 (Charnov *et al.* 1981). O desvio detectado em Hornitos e Playa Blanca pode implicar tanto maior sobrevivência das fêmeas ou reduzida sobrevivência dos machos ou uma combinação de ambos processos em áreas onde as condições de vida são extremas. Eu penso que em Hornitos e Playa Blanca, as condições ambientais não são adequados para o melhor desenvolvimento das populações de *C. garthi* porque a relação sexual é extremamente desequilibrada nestas latitudes. Por si só, esta observação oferece pouca informação a respeito de suas causas, mas ideias importantes são revelados quando juntamente com a abundância e agregada a informação sobre a estrutura de tamanho de cada população. Netas localidades, as populações são em geral menos densas, e parece ser que também mais instáveis demograficamente, por tanto, mais propensas a extinção local. Este argumento é baseado no fato que nestas latitudes a estrutura de tamanho de cada população foi composta por apenas uma fração (<56%) do intervalo de tamanho total registrado nesta espécie. A interação agonística pode ser intensa em *C. garthi* porque os machos têm um dimorfismo sexual acentuado (Hernández & Wehrtmann 2007) o que sugere que seu comportamento pode ser

altamente territorial durante o acasalamento. No entanto, outros estudos experimentais, são necessários para testar esta última hipótese.

Gradiente latitudinal do tamanho corpóreo em função da temperatura

A temperatura é um fator crucial que regula o crescimento e maturidade sexual em muitos organismos de entremarés nas regiões tropicais e temperadas (e.g. Kinne 1970, Sastry 1983). Alguns estudos têm provido informações sobre os padrões de variação no tamanho do corpo e maturidade sexual de organismos ectotérmicos associado à variação latitudinal de temperatura (Kinne 1970, Levinton & Monahan 1983, Atkinson & Sibly 1997, Stillman & Somero 2000). Neste sentido, a informação prévia para a costa chilena indica que o tamanho máximo do corpo e tamanho de primeira maturidade sexual de caranguejos de entremarés aumenta em direção a latitudes maiores (e.g. Hernáez 2001, Lardies & Castilla 2001, Brante *et al.* 2004, Rivadeneira *et al.* 2010). Conforme esses autores, esta tendência está associada com um gradiente latitudinal da temperatura superficial da água do mar a qual tem sido bem documentada ao longo do Pacífico Oriental da América do Sul (e.g. Hinojosa *et al.* 2006). De fato, a informação fornecida no presente estudo confirma que a TSM ao longo da costa chilena diminuiu por volta de 6,4 °C de latitudes menores (Las Machas) a maiores (Lenga) (Tabela 1). No entanto, o tamanho do corpo e tamanho máximo da primeira maturidade sexual em machos e fêmeas de *C. garthi* não mostrou uma tendência latitudinal.

As diferenças no tamanho corporal entre populações de *C. garthi* não estiveram significativamente relacionado com a latitude e com a diminuição da temperatura associada com a latitude. Em particular, o tamanho corporal da população de machos e fêmeas em Playa Blanca ultrapassou o tamanho registrado em outras populações,

incluindo a população mais austral. Este achado é surpreendente, dada a ligação bem documentada que existe entre o aumento da latitude e do tamanho corporal reportado na fauna marinha da costa chilena (e.g. Hernáez 2001, Lardies & Castilla 2001, Brante *et al.* 2004, Rivadeneira *et al.* 2010) ea previsão da regra de temperatura/tamanho para os organismos ectotérmicos (Atkinson & Sibly 1997, Angilletta & Dunham 2003). Parece evidente que as diferenças observadas no tamanho corporal entre populações de *C. garthi* não pode ser exclusivamente explicado pela diminuição da temperatura associada com o incremento da latitude. Outros fatores locais (abióticos e bióticos) precisam ser considerados quando se tenta explicar as diferenças observadas. Por exemplo, no camarão corrupto *Upogebia africana*, a variação interpopulacional do tamanho corporal tem sido associada com a distância que existe com estuário e a consequente redução na entrada de alimentos e de oxigênio durante as marés alimentares (Hanekom & Erasmus 1988). Da mesma forma, outros autores observaram que o tamanho máximo do corpo em talassinídeos comedores de sedimento da família Callanassidae está intrinsecamente ligada ao conteúdo de matéria orgânica do substrato (Rowden & Jones 1995, Dumbauld *et al.* 1996). Eu acredito que o conteúdo orgânico do substrato é muito importante para que *C. garthi* forme populações abundantes nas bordas da sua distribuição latitudinal na costa do Chile. No entanto, parece ser que o tamanho máximo atingido por esta espécie é regulada por factores dependentes da densidade.

A densidade local de *C. garthi* foi fortemente correlacionado com a estrutura da população. Ou seja, o intervalo de tamanho era maior nas localidades onde a densidade local alcançou valores mais elevados (para as bordas). Uma tendência semelhante foi observada entre a densidade local e número de coortes presentes em cada localidade. Do mesmo modo, nestes locais com maior densidade local, *C. garthi*

atingiu um tamanho máximo corporal a um intervalo de tamanho corporal menor que nas localidades onde a densidade local foi menor. Estas interações parecem indicar a prevalência de uma série de processos dependentes da densidade, em vez da influência da temperatura sobre a estrutura da população. Esta hipótese é suportada por diferentes estudos realizados em decápodes intertidal que sugerem uma correlação inversa entre o maior tamanho e abundância total nos caranguejos toupeira *Emerita brasiliensis* (Lercari & Defeo 1999) e *E. analoga* (Dugan & Hubbard 1996). De acordo com esta informação, proponho que, em populações de *C. garthi*, o valor de densidade desempenha um papel maior do que a temperatura sobre a estrutura da população. O padrão acima mencionado pode ser interpretado citando uma variedade de fenômenos biológicos, incluindo compensação (dependência de densidade).

Implicações na conservação das populações naturais

Os camarões talassinídeos são frequentemente recolhidos como isca para a pesca comercial e esportiva em muitas pequenas vilas do mundo onde eles são considerados parte principal do orçamento financeiro familiar (veja Dworschak 2012). No Chile, o camarão corrupto *C. garthi* é intensamente coletado por pescadores locais, em várias localidades da costa chilena. Por exemplo, em Las Machas e Lenga (bordas da sua distribuição) são coletados diariamente mais de 400 espécimes de *C. garthi* que são vendidos em cerca de 2 dólares por dúzia. Os camarões são comercializadas directamente por pescadores que, por vezes, trabalham mais de seis horas contínuas para extrair cerca de 600 espécimes por dia, dependendo da demanda temporal. Em alguns casos, os pescadores esportivos viajam mais de 300 km (a partir de Iquique para Las Machas) para comprar este tipo de isca que gera uma sobrepressão de extração durante o verão. Infelizmente, a variação sazonal da taxa de exploração tem

sido pouco considerada na gestão e conservação das populações de *C. garthi*, o que pode trazer consequências negativas para a estabilidade dessas populações ao longo do tempo.

Durante o verão austral, o número de coletores locais que extraem *C. garthi* aumenta consideravelmente em algumas regiões do Chile devido ao desemprego. Os chefes de família que habitualmente trabalham em empregos temporais, vem a extração de camarões corruptos como uma alternativa de geração de dinheiro durante a época de verão. Por exemplo, em Las Machas o número de recoletores locais aumenta em cerca de três vezes em comparação com a estação outono-inverno. Este fenômeno social coincide com a diminuição do acúmulo dos sedimentos que permite a localização de muitas tocas e, conseqüentemente, o aumento das capturas durante o verão (Hernández & Wehrtmann 2007). No entanto, este evento sinérgico de origem antropogênica e natural, não coincide com a reprodução e recrutamento de *C. garthi* que ocorre durante o outono-inverno e entre fevereiro e maio, respectivamente (Hernández & Wehrtmann 2007). Esta assincronia está indiretamente ajudando à conservação natural destas populações, pelo menos na parte norte da costa chilena. Curiosamente, *C. garthi* é intensamente coletado nas localidades onde alcança uma abundância local maior (as bordas) em comparação com localidades pouco exploradas ou inexploradas, onde foi detectada uma densidade local menor (no centro). Surpreendentemente, *C. garthi* forma populações demograficamente estáveis em localidades com maior pressão de pesca (as bordas) em comparação com as áreas onde esta espécie não é recolhida ou é pobremente explorada (no centro). Conforme aos antecedentes recolhidos neste estudo, eu penso que as populações de *C. garthi* no centro da sua distribuição costa chilena são propensas a extinção local devido a que são demograficamente inviáveis e desequilibradas. As considerações alcançadas no

presente estudo devem ser consideradas para proteger a integridade das populações naturais deste interessante camarão corrupto ao longo da costa chilena.

Comentários finais

As considerações alcançadas no presente estudo sobre a Hipótese de Centro Abundância (HCA) devem ser consideradas como uma exceção para um fenômeno recorrente nas populações naturais (Brown 1984). Embora, a densidade de *C. garthi* ao longo da costa do Chile não ajustou-se ao modelo normal de distribuição da abundância, o valor da HCA como uma hipótese biogeográfica não deve ser descartada até que outras avaliações tornam-se disponíveis. Não há dúvida de que o valor que atinge a densidade populacional de *C. garthi* é intimamente relacionado com a entrada de nutrientes a partir dos rios. De fato, o valor da densidade foi inversamente correlacionado com a distância existente entre cada população e um rio, ou seja, o valor da densidade foi maior nas localidades mais próximas aos rios que em outras localidades mais afastadas. Isto gera em termos demográficos dois tipos de populações ao longo da costa chilena, (A) umas às bordas consideradas demograficamente estáveis porque possui uma razão sexual equilibrada, uma estrutura populacional composta por indivíduos de todos os tamanhos e um tamanho corpóreo menor; (B) outras demograficamente instáveis e desequilibradas ($\sigma \neq \varphi$) onde as classes de tamanhos são pobremente representadas e os indivíduos alcançam um tamanho muito maior (Fig. 7). Em ambos casos eu acredito que a demografia populacional é regulada por fatores densidade dependentes que também provocam um incremento das interações entre indivíduos da mesma espécie às bordas (e.g. competição). Estudos futuros podem lidar mais adequadamente com a complexidade intrínseca do sistema, incluindo estudos a menor e maior escala sobre a demografia

populacional desta espécie. Isto pode ser fundamental para compreender o funcionamento das populações ao longo de seu intervalo de distribuição.

FIGURA 7. Modelo ecológico que representa a demografia populacional de *Callichirus garthi* baixo duas condições ambientais diferentes: (A) populações demograficamente estáveis, e (B) populações demograficamente inviáveis.

Referências

- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954) The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago.
- Angilletta, M.J.Jr. & Dunham, A.E. (2003) The temperature–size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist*, 162, 332–342.
- Aste, A. & Retamal, M.A. (1983) Desarrollo larval de *Callianassa garthi* Retamal, 1975 bajo condiciones de laboratorio. *Ciencia y Tecnología Marina*, 7, 5–26.
- Astorga, A., Fernández, M., Boschi, E. & Lagos, N. (2003) Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for possible causal processes. *Ecology Letters*, 6, 420–427.
- Atkinson, D. & Sibly, R.M. (1997) Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 235–239.
- Brante, A., Cifuentes, S., Pörtner, H.O., Arntz, W. & Fernández, M. (2004) Latitudinal comparisons of reproductive traits in five Brachyuran species along the Chilean coast. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77, 15–27.
- Brown, J.H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124, 255–279.
- Brown, J.H., Mehlman, D.W. & Stevens, G.C. (1995) Spatial variation in abundance. *Ecology*, 76, 2028–2043.
- Buitron, B. (1998) Estudio del ciclo reproductivo de hembras de marucha, *Callianassa garthi* Retamal, 1975 (Crustacea, Decapoda, Callianassidae) en la zona de playa Arica. Tesis para optar el título profesional en Biología. Universidad Particular Ricardo Palma, Lima-Perú. 49 pp.

- Camus, P.A. (2001) Marine biogeography of continental Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74, 587–617.
- Charnov, E.L., Losden Hartogh, R.L., Jones, W.T. & van den Assem, J. (1981) Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature*, 289, 27–33.
- Chirichigno, N. (1970) Lista de Crustáceos del Perú. En: Boletín IMAR. Lima. (Perú). pp. 1-70.
- Cox, C.B. & Moore, P.D. (1985) Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach, 4th edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Defeo, O. & Cardoso, R.S. (2002) Macroecology of population dynamics and life history traits of the mole crab *Emerita brasiliensis* in Atlantic sandy beaches of South America. *Marine Ecology Progress Series*, 239, 169–179.
- Dugan, J.E., Hubbard, D.M. & Wenner, A.M. (1994) Geographic variation in life history of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast: relationships to environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 181, 255–278.
- Dumbauld, B.R., Armstrong, D.A. & Feldman, K.L. (1996) Life-history characteristics of two sympatric thalassinidean shrimps, *Neotrypaea californiensis* and *Upogebia pugettensis*, with implications for oyster culture. *Journal of Crustacean Biology*, 16, 689–708.
- Dworschak, P.C., Felder, D.L. & Tudge, C.C. (2012) Chapter 69. Infraorders Axiidea de Saint Laurent, 1979 and Gebiidea de Saint Laurent, 1979 (formerly known collectively as Thalassinidea). In: Schram, F.R. & Vaupel Klein, J.C. von (Eds.) Forest, J. & Charmantier-Daures, M. (Advisory Eds.) Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea. Complementary to the volumes translated from the French of the *Traité de Zoologie* [founded by P.-P.

- GRASSÉ], Volume 9 Part B. Eucarida: Decapoda: Astacidea p.p. (Enoplometopoidea, Nephropoidea), Glypheidea, Axiidea, Gebiidea, and Anomura. Brill, Leiden, pp. 109-219.
- Enquist, B.J., Jordan, M.A. & Brown, J.H. (1995) Connections between ecology, biogeography, and paleobiology: relationship between local abundance and geographic distribution in fossil and recent mollusks. *Evolutionary Ecology*, 9, 586–604.
- Fenberg, P.B. & Rivadeneira, M.M. (2011) Range limits and geographic patterns of abundance of the rocky intertidal owl limpet, *Lottia gigantea*. *Journal of Biogeography*, 38, 2286–2298.
- Gaston, K.J. (2003) The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, Oxford.
- Gayanilo, F., Sparre, P. & Pauly, D. (1996) FAO-ICLARM stock assessment tools: user's guide. FAO-ICLARM, Rome, 23 pp
- Gilman, S.E. (2005) A test of Brown's principle in the intertidal limpet *Collisella scabra* (Gould, 1846). *Journal of Biogeography*, 32, 1583–1589.
- Gilman, S.E. (2006a) Life at the edge: an experimental study of a poleward range boundary. *Oecologia*, 148, 270–279.
- Gilman, S.E. (2006b) The northern geographic range limit of the intertidal limpet *Collisella scabra*: a test of performance, recruitment, and temperature hypotheses. *Ecography*, 29, 709–720.
- Hanekom, N. & Erasmus, T. (1988) Variations in size compositions of populations of *Upogebia africana* (Ortmann) (Decapoda, Crustacea) within the Swartkops estuary and possible influencing factors. *South African Journal of Zoology*, 23, 259–265.

- Hernández, P. (2001) Producción y rendimiento reproductivo en *Petrolisthes granulosus* (Decapoda, Anomura, Porcellanidae) en diferentes localidades del norte de Chile: una comparación latitudinal. *Investigaciones Marinas* (Valparaíso, Chile), 29, 73–81.
- Hernández, P. & Wehrtmann, I.S. (2007) Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical*, 55, 141–152.
- Hinojosa, I., Boltaña, S., Lancellotti, D., Macaya, E., Ugalde, P., Valdivia, N., Vásquez, N., Newman, W.A. & Thiel, M. (2006) Geographic distribution and description of four pelagic barnacles along the south east Pacific coast of Chile: a zoogeographical approximation. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79, 13–27.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Kendeigh, S.C. (1974) Ecology with special reference to animals and man. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, NJ.
- Kinne, O. (1970) Temperature. Invertebrates. In: Kinne, O. (Ed.). *Marine Ecology*. Chichester: Wiley and Sons, p 407–514.
- Krebs, C. J. (1978) Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, New York.
- Lancellotti, D.A. & Vásquez, J.A. (1999) Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the southeastern Pacific littoral. *Journal of Biogeography*, 26, 1001–1006.

- Lardies, M.A. & Castilla, J.C. (2001) Latitudinal variation in the reproductive biology of the commensal crab *Pinnaxodes chilensis* (Decapoda, Pinnotheridae) along the Chilean coast. *Marine Biology*, 139, 1125–1133.
- Lercari, D. & Defeo, O. (1999) Effects of freshwater discharge in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49, 457–468.
- Levinton, J.S. & Monahan, R.K. (1983) The latitudinal compensation hypothesis: growth data and a model of latitudinal growth differentiation based upon energy budgets. II. Intraspecific comparisons between subspecies of *Ophryotrocha puerilis* (Polychaeta: Dorvilleidae). Marine Biology Lab., Woods Hole Biological Bulletin, 165, 699–707.
- Retamal, M.A. (1975) Descripción de una nueva especie del género *Callianassa* y clave para reconocer las especies chilenas. *Boletín de la Sociedad de Biología* (Concepción) 49, 177–184.
- Retamal, M.A. (1981) Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana Zoología*, 44, 1–110.
- Retamal, M.A., & Moyano, H.I. (2010) Zoogeografía de los crustáceos decápodos chilenos marinos y dulceacuícolas. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38, 302–328.
- Rivadeneira, M.M. & Fernández, M. (2005) Shifts in southern endpoints of distribution in rocky intertidal species along the south-eastern Pacific coast. *Journal of Biogeography*, 32, 203–209.
- Rivadeneira, M.M., Hernáez, P., Baeza, J.A., Boltaña, S., Cifuentes, M., Correa, C., Cuevas, A., del Valle, E., Hinojosa, I., Ulrich, N., Valdivia, N., Vásquez, N., Zander, A. & Thiel, M. (2010) Testing the abundant-centre hypothesis using

- intertidal porcelain crabs along the Chilean coast: linking abundance and life-history variation. *Journal of Biogeography*, 37, 486–498.
- Rodrigues, S.A. (1966) Estudos sobre *Callianassa*: Sistemática, Biologia e Anatomia. PhD thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Rowden, A.A. & Jones, M.B. (1995) The burrow structure of the mud-shrimp *Callianassa subterranea* (Decapoda: Thalassinidea) from the North Sea. *Journal of Natural History*, 29, 1155–1165.
- Sagarin, R.D. & Gaines, S.D. (2002a) The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5, 137–147.
- Sagarin, R.D. & Gaines, S.D. (2002b) Geographical abundance distributions of coastal invertebrates: using one-dimensional ranges to test biogeographic hypotheses. *Journal of Biogeography*, 29, 985–997.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D. & Gaylord, B. (2006) Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 524–530.
- Sakai, K. 1999. Synopsis of the family Callianassidae, with keys to subfamilies, genera and species, and the description of new taxa (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Zoologische Verhandelingen*, 326, 1–152.
- Sanford, E., Holzman, S.B., Haney, R.A., Rand, D.M. & Bertness, M.D. (2006) Larval tolerance, gene flow, and the northern geographic range limit of fiddler crabs. *Ecology*, 87, 2882–2894.
- Shapiro, S.S. & Wilk, M.B. (1965) An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, 52, 591–611.

- Sastry, A.N. (1983) Ecological aspects of reproduction. *In*: Vernberg, F.J. & Vernberg, W.B. (Eds). *The Biology of Crustacea* Vol. 8. New York, NY: Academic Press, p 179–270.
- Soto, R., Muñoz, S. & Moreno, R. (2002) Biological background of "El Niño" and "La Niña" in intertidal and subtidal communities of the northern zone of Chile. *Investigaciones Marinas* (Valparaíso), 30, 160–162.
- Stillman, J. & Somero, G. (2000) A Comparative Analysis of the Upper Thermal Tolerance Limits of Eastern Pacific Porcelain Crabs, Genus *Petrolisthes*: Influences of Latitude, Vertical Zonation, Acclimation, and Phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73, 200–208.
- Strub, P.T., Mesias, J.M., Montecino, V., Rutllant, J. & Salinas, S. (1998) Coastal ocean circulation off western South America. *The sea*, Vol. 11 (ed. by A.R. Robinson and K.H. Brink), pp. 273–313. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Tejada, E. (1982) Algunos aspectos bioecológicos de la marucha (Crustacea: Macrura) de las playas arenosas del Puerto Eten y Santa Rosa (Departamento de Lambayeque). Tesis de Licenciado en Biología, Pesquería. Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo. Lambayeque, Perú 55pp.
- Tejada, E. & Guzmán, C. (1984) Estructura y densidad de población de *Callianassa* (*Callichirus*) *islagrande* S. "marucha" en las playas arenosas de Puerto Eten (Provincia de Chiclayo). *Universidad 1*: 17-27.
- Thiel, M., Macaya, E.C., Acuña, E., Arntz, W.E., Bastias, H., Brokordt, K., Camus, P.A., Castilla, J.C., Castro, L.R., Cortés, M., Dumont, C.P., Escribano, R., Fernandez, M., Gajardo, J.A., Gaymer, C.F., Gomez, I., González, A.E., González, H.E., Haye, P.A., Illanes, J.E., Iriarte, J.L., Lancellotti, D.A., Luna-Jorquera, G., Luxoro, C., Manríquez, P.H., Marín, V., Muñoz, P., Navarrete, S.A.,

- Perez, E., Poulin, E., Sellanes, J., Sepúlveda, H.H., Stotz, W., Tala, F., Thomas, A., Vargas, C.A., Vasquez, J.A. & Alonso-Vega, J.M. (2007) The Humboldt Current System of Northern and Central Chile - Oceanographic Processes, Ecological Interactions and Socioeconomic Feedback. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 45, 195–344.
- Wentworth, C.K. (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology*, 30, 377–392.
- Zacherl, D., Gaines, S.D. & Lonhart, S.I. (2003) The limits to biogeographical distributions: insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). *Journal of Biogeography*, 30, 913–924.
- Zar, J.H. (1999) Biostatistical analysis. Upper Saddle River, New Jersey.

Biologia reprodutiva de *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Axiidea, Callianassidae): um novo exemplo de sazonalidade reprodutiva para uma espécie de camarão corrupto da costa tropical da América

Resumo. As generalizações acerca do padrão reprodutivo dos invertebrados bentônicos costeiros propõem que as espécies tropicais têm reprodução do tipo continua, como um reflexo das baixas oscilações térmicas ao longo de todo o ano (hipótese de Orton). Baseado nesta suposição foi analisada a periodicidade reprodutiva do camarão corrupto *Callichirus seilacheri*, procedente da costa do Pacífico na Costa Rica. Para levar a cabo este estudo, um total de 449 espécimes foram coletados mensalmente, no período de dezembro de 2011 até novembro de 2012. Os resultados revelaram que *C. seilacheri* tem uma marcada sazonalidade reprodutiva, a qual contradiz os padrões esperados em regiões tropicais. As fêmeas ovígeras estiveram presentes desde maio até novembro, o que está estatisticamente relacionado com a diminuição da salinidade durante a estação chuvosa. A temperatura não teve influência sobre a periodicidade reprodutiva. Aparentemente a reprodução em *C. seilacheri* está fortemente relacionada com a variabilidade climática da costa do Pacífico na Costa Rica, sendo desencadeada por oscilações na salinidade. Comparado com *C. garthi*, procedente da costa do Chile, *C. seilacheri* produz aproximadamente quatro vezes menos ovos ($4320 \pm 1900,5$ ovos), os quais são menores ($0,72 \pm 0,007$ mm) que os de sua congênere ($17450 \pm 3796,8$ ovos; $0,88 \pm 0,061$ mm). Do mesmo modo, as fêmeas de *C. seilacheri* da costa do Pacífico na Costa Rica são menores (12,2-17,2 mm CC) que as fêmeas de *C. garthi* procedentes da costa chilena (18,6-23,2 mm CC). A variabilidade nas características reprodutivas e o tamanho corporal

observado nestas espécies parecem refletir os limites fisiológicos impostos pela variação da temperatura nas regiões frias e nas regiões quentes.

Palavras Chave. Ciclo Reprodutivo, Região Tropical, Callianassidae, Fecundidade

Resumen. Las generalizaciones acerca del patrón reproductivo de invertebrados bentónicos costeros proponen que las especies tropicales tienen un tipo de reproducción continua en respuesta a las bajas oscilaciones térmicas que se registran en estas regiones a lo largo del año (hipótesis de Orton). Basado en esta suposición, en este estudio se analizó la periodicidad reproductiva del camarón fantasma *Callichirus seilacheri* en una población tropical de la costa del Pacífico de Costa Rica. Para lograr este objetivo, se colectaron mensualmente durante un periodo de un año un total de 449 individuos pertenecientes a esta especie. Los resultados revelaron que *C. seilacheri* posee una marcada estacionalidad reproductiva lo cual contradice la tendencia esperada para regiones tropicales. Las hembras con huevos fueron encontradas exclusivamente desde mayo hasta noviembre y su aparición estuvo correlacionada con la disminución de la salinidad durante la estación lluviosa. La temperatura no tuvo ninguna influencia directa sobre la periodicidad reproductiva de esta especie. Al parecer, la reproducción en *C. seilacheri* está fuertemente relacionada con la variabilidad climática de la costa del Pacífico de Costa Rica siendo desencadenada por los cambios en la salinidad. Comparado con *C. garthi* de la costa chilena, *C. seilacheri* produce alrededor de cuatro veces menos huevos ($4320 \pm 1900,5$ huevos) y de menor tamaño ($0,72 \pm 0,007$ mm) que la especie de la costa de Chile ($17450 \pm 3796,8$ ovos; $0,88 \pm 0,061$ mm). Del mismo modo, las hembras de *C. seilacheri* de la costa del Pacífico de Costa Rica son de un tamaño menor (12,2-17,2 mm LC) que las hembras de *C. garthi* procedentes de la costa chilena (18,6-23,2 mm

LC). La variabilidad de los rasgos reproductivos y del tamaño corporal de ambas especies parece reflejar los límites fisiológicos impuestos por la temperatura en cada región de América.

Palabras Clave. Ciclo Reproductivo, Región Tropical, Callianassidae, Fecundidad

Abstract. Generalizations about breeding patterns of near-shore benthic marine invertebrates have proposed that tropical species have continuous reproduction as a reflection of low thermal oscillations throughout the year (Orton's hypothesis). Based on this assumption, we analysed reproductive periodicity and egg production in the intertidal ghost shrimp *Callichirus seilacheri* from the Central Pacific coast of Costa Rica. In order to obtain such information, a total of 449 individuals were collected from December 2011 to November 2012. The results revealed that *C. seilacheri* has a marked seasonal breeding period which contradicts the expected trend for tropical regions. Ovigerous females were found only from May to November which was statistically correlated with the decrease of salinity detected during rainy season, but not with temperature. It is assumed that reproduction of *C. seilacheri* has adapted to local changes of environmental conditions, and that a decrease in salinity during rainy season may serve as a triggering factor for spawning. Compared to *C. garthi* from Chilean coast, *C. seilacheri* produced on average roughly four times less eggs (4320 ± 1900.5 eggs) and smaller (0.72 ± 0.007 mm) than those from Chile (17450 ± 3796.8 eggs; 0.88 ± 0.061 mm). Likewise, females of *C. seilacheri* from the Pacific coast of Costa Rica (12.2-17.2 mm CL) reached a smaller size than those of *C. garthi* from Chilean coast (18.6-23.2 mm CL). Variability in reproductive features and body size of these species seem to reflect physiological constraints imposed by temperature in cold and warm regions.

Key Words. Breeding cycle, Tropical region, Callianassidae, Fecundity

Introdução

As diferentes abordagens sobre os padrões anuais reprodutivos de invertebrados marinhos bentônicos, procedentes de águas frias e quentes, têm identificado dois modos gerais reprodutivos. Um modo para a região tropical, onde a reprodução é um processo contínuo, e outro para a região temperada, onde a reprodução está temporalmente mais restrita a alguns meses do ano (Thorson 1950, Giese & Pearse 1974, Sastry 1983). Esta generalização é baseada na hipótese de Orton (Orton 1920) a qual prediz que as oscilações de baixa amplitude da temperatura (temperatura constante) nos ambientes tropicais ou quentes favorecem a reprodução contínua ao longo do ano. Em contraste, nas regiões temperadas ou frias, com um regime sazonal de temperatura, a reprodução está limitada aos períodos de alta temperatura da água do mar. Este princípio considera que a temperatura é um fator crucial, a qual governa o tempo de reprodução em muitas populações de decápodes entremares, procedentes de regiões quentes e frias (e.g. Kinne 1970, Sastry 1983).

Estudos recentes têm demonstrado que algumas espécies de decápodes dos mares tropicais não seguem o princípio de Orton (Hernández *et al.* 2012, Hernández & Wehrtmann no prelo). Conforme estes estudos, quando a temperatura é relativamente estável, outros fatores ambientais de ordem secundária (e.g. salinidade, alimento disponível) podem ter um papel mais importante que a temperatura no padrão reprodutivo que prevalece em águas quentes. Este tipo de proposição enfatiza o valor adaptativo que tem a reprodução cujo padrão latitudinal é a resposta espécie-específica à pressão seletiva da natureza (Stearns 1992). Desde outra perspectiva, a reprodução e a desova são sincronizadas para que as larvas planctônicas encontrem as

condições adequadas para seu desenvolvimento (e.g. disponibilidade alimentar). Este tipo de evento adaptativo modifica o típico padrão reprodutivo descrito nos ambientes tropicais (Thorson 1950, Bauer 1989). No entanto, a informação acerca do padrão reprodutivo de decápodes procedentes de ambientes tropicais ainda é limitada, e a história de vida de muitas espécies de decápodes permanece completamente desconhecida. Esta lacuna de informação não permite testar se as generalizações feitas sobre os padrões reprodutivos em ambientes tropicais são válidas.

A costa do Pacífico, na Costa Rica, oferece um excelente sistema modelo com o qual testar estas predições, pois possui um sistema climático sazonal bem marcado, com uma estação tropical chuvosa e outra seca (Amador *et al.* 2006). Este fato simplifica as perguntas sobre o efeito que tem a variabilidade ambiental sobre o padrão reprodutivo das populações marinhas na costa tropical. Uma série de alterações graduais nas condições oceanográficas e climáticas são observadas ao longo da costa do Pacífico na Costa Rica. A ressurgência costeira ocorre exclusivamente durante a época seca na zona norte da costa do Pacífico na Costa Rica, enquanto que a salinidade diminui de forma acentuada durante a época chuvosa ao longo de toda a costa do Pacífico deste país tropical (Fiedler 2002, Alfaro & Cortés 2012). Como espécie modelo, foi usada o camarão corrupto *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955), a qual é uma das espécies de entremares (Callinassidae) mais características nas praias de areia da costa do Pacífico da América Central (Manning & Felder 1991, Felder 2001). Esta espécie, junto ao camarão corrupto da costa chilena, *C. garthi* (Retamal, 1975), são as únicas espécies pertencentes ao gênero *Callichirus* do Pacífico Leste (Manning & Felder 1991, Felder 2001).

Assim, baseado na hipótese de que a constante temperatura registrada nos ambientes tropicais favorece um tipo de reprodução contínua (Orton 1920), neste

estudo foi testada a informação sobre a periodicidade reprodutiva do camarão corrupto *C. seilacheri*, procedente da costa do Pacífico na Costa Rica. Em paralelo também foi analisada a produção de ovos (aqui se usa o termo “ovo” para os embriões em desenvolvimento) desta espécie. Os resultados deste estudo foram comparados com aqueles reportados para outras espécies de calianásidos, para facilitar uma melhor compreensão das estratégias reprodutivas destes camarões em ambientes tropicais.

Materias e métodos

Área de estudo e análise de material coletado

Espécimes do camarão corrupto *Callichirus seilacheri* foram coletados mensalmente, desde dezembro de 2011 até novembro de 2012, na zona de entremares na localidade de Mata de Limón, na costa do Pacífico na Costa Rica (Fig. 1). Esta localidade é caracterizada por sedimentos de tamanho mediano ($0,27 \pm 0,07$ mm) os quais são suplementados pelos movimentos naturais das marés. As galerias de *C. seilacheri* são ocupadas por um só indivíduo, e sua identificação é facilmente feita devido ao diâmetro de saída da toca (P. Hernández, pers. obs.). Os camarões corruptos foram coletados com ajuda de uma bomba de sucção (diâmetro = 0,77 cm, comprimento = 100 cm), realizando três sucções por toca.

FIGURA 1. Área de estudo. ML, Mata de Limón, costa do Pacífico central na Costa Rica, América Central.

Para cada espécime coletado foi medido o comprimento da carapaça ($CC \pm 0,1$ mm; desde a região anterior à região posterior da carapaça) e o comprimento total do primeiro par de pereiópodos ($CTP \pm 0,1$ mm; desde a região anterior do ísquio até o dácilo). A determinação sexual foi baseada nas características macroscópicas da espécie, como o crescimento exagerado de um dos dois primeiros pereiópodos nos machos, a morfologia dos pleópodos em ambos sexos, e a presença de gônadas coloridas nas fêmeas (vide capítulo 1 desta tese).

Estrutura populacional e proporção sexual

Os espécimes de cada sexo foram agrupados em classes de tamanho de 1 mm CC, e estes dados foram posteriormente plotados em histogramas de frequência por tamanho para conhecer a estrutura populacional de cada sexo. A distribuição foi testada usando

um teste de normalidade de Shapiro-Wilk ($p > 0,05$; Shapiro & Wilk 1965) e o tamanho corporal foi comparado entre os sexos através de um teste paramétrico “t” de Student ($p < 0,05$; Sokal & Rohlf 1995). Os desvios da razão sexual esperada de 1:1 foram testados estatisticamente usando um teste de chi-quadrado ($p < 0,05$; Sokal & Rohlf 1995).

Padrão reprodutivo e de recrutamento

A fim de examinar a questão de várias desovas de *C. seilacheri*, várias medidas foram tomadas quanto à condição dos ovários em todas as fêmeas, incluindo as fêmeas com ovos. A classificação do estágio de desenvolvimento das gônadas foi baseada na cor e no tamanho destas (Tabela 1). As gônadas nesta espécie podem ser facilmente observadas através da cutícula abdominal sob um stereomicroscópio de dessecção. A identificação de um ou mais ciclos ovarianos foi feita analisando a percentagem mensal de fêmeas com gônadas em diferentes estágios de desenvolvimento (Tabela 1). Esta informação foi plotada para detectar os picos temporais do ciclo gonadal. Da mesma forma, as fêmeas de cada estágio gonadal foram agrupadas em gráficos de frequência por classe de tamanho, para obter o intervalo de tamanho envolvido em cada estágio ovariano.

TABELA 1. Diagnóse dos estágios de desenvolvimento do ovário baseado na cor das gónadas e seu tamanho nas diferentes populações de *Callichirus* ao longo da área de estudo. OND, ovário não desenvolvido; I, imaturo; ED, em desenvolvimento; D, desenvolvidas; PS, pronto ao desova.

Estágio	Características macroscópicas
OND	Ovário visivelmente não desenvolvido, imperceptível à vista.
I	Ovário bastante fino (inferior a 40% da largura dos somitos abdominal); ovário filamentosos e translúcido; incolor a translúcida.
ED	Ovário ocupa entre 41-60% do comprimento dos somitos abdominal e perdeu a sua translucidez; ovário é de cor laranja clara.
D	O ovário ocupa entre o 61-80% do comprimento total dos somitos abdominal; gônada mais larga e ocupa a metade da superfície dorsal abdominal; ovário é de cor laranja até vermelho clara.
PD	O ovário ocupa entre o 81-100% do comprimento total dos somitos abdominal; gônada ocupa toda a cavidade dorsal do abdômen; óvulos são visíveis a olho nu; ovário é de cor laranja escura até vermelho intenso.

A estação reprodutiva foi estabelecida através da análise mensal da percentagem de fêmeas levando ovos sobre o abdômen (% fêmeas ovígeras). O recrutamento foi descrito através da presença de indivíduos de menor tamanho usando o método do 5º percentil, uma medida que é menos desequilibrada que o tamanho mínimo (Rivadeneira *et al.* 2010). Este valor foi estimado em 6,9 mm CC e foi obtido desde a distribuição total de frequência por classe de tamanho de todos os indivíduos coletados. Foram registrados os seguintes parâmetros ambientais: a temperatura superficial da água do mar ($\pm 0,1$ °C) e a salinidade (Unidade Prática de salinidade).

Todas as variáveis biológicas (estágio de desenvolvimento ovariano, fêmeas ovígeras, proporção sexual e recrutamento) e ambientais (temperatura e salinidade) foram transformadas à raiz quadrada (+ 0,5) a fim de atender as premissas de normalidade (Shapiro & Wilk 1965). A relação entre os estágios de vida de *C. seilacheri* e as variáveis ambientais foi testada através de um teste de correlação de Pearson baseado na hipótese nula de ausência de correlação entre os valores biológicos e ambientais (Zar 1999).

Maturidade sexual e produção de ovos

A maturidade sexual pode ser estimada através de diferentes critérios, em um sentido fisiológico ou morfológico. Neste estudo, o tamanho de maturidade sexual das fêmeas foi estimado a partir do tamanho onde 50% das fêmeas foram observadas levando gônadas em avançados estágios de desenvolvimento (veja Tabela 1; estágios D, PD). Em machos este tamanho foi estimado pela análise biométrica da relação CTP x CC, onde 50% dos machos têm um quelípodo alongado. Em ambos casos foi utilizada a função logística linear definida pela equação $MS = 1 / (1 + e^{(-a-b*cs)})$ onde MS é o tamanho de maturidade sexual, *a* e *b* os parâmetros de curvatura (intercepto e inclinação, respectivamente), obtidos da equação e CS é o ponto médio de cada classe de tamanho (Kimura 1974). Depois de ajustar o modelo de regressão foi estimado o tamanho pelo qual 50% das fêmeas e dos machos alcançaram sua maturidade sexual ($CC_{50\%} = a/b$). Somente os indivíduos completos foram incluídos nesta análise.

Para determinar a produção de ovos em *C. seilacheri*, a massa total de ovos foi separada das fêmeas e todos os ovos foram contados. O estágio de desenvolvimento dos embriões (ED) foi classificado em três categorias considerando a forma e desenvolvimento de abdômen e olhos (Hernández *et al.* 2012): Estágio I, ovo

arredondado, vitelo uniforme, sem olhos pigmentados ou visíveis; Estágio II, ovo ovóide; olhos pigmentados de forma alongada escassamente visível; Estágio III, ovo ovóide, olhos claramente visível e amplamente desenvolvidos, abdômen livre. Para determinar o tamanho dos ovos, vinte ovos foram aleatoriamente separados da massa de ovos; a largura e comprimento de cada um destes ovos foram medidos sob um stereomicroscópio, equipado com um ocular calibrada.

A relação entre a fecundidade e tamanho das fêmeas ovígeras foi descrita por um modelo alométrico ($Y = aX^b$) o qual tem sido amplamente utilizado em outros estudos similares sobre camarões calianásidos (e.g. Hernáez *et al.* 2008, Hernáez *et al.* 2012). Para analisar a relação entre o número de ovos e o tamanho das fêmeas foi utilizada uma análise de covariância (ANCOVA; Zar 1999). Como co-variável foi usado o estágio de desenvolvimento embrionário. Esta análise foi também usada para estimar a perda de ovos durante o processo de incubação. Nos casos que a perda fosse significativa ($p < 0,05$) foi aplicado um teste a posteriori de Tukey para identificar as semelhanças entre estágios (Zar 1999).

Resultados

Um total de 449 espécimes de *Callichirus seilacheri* foi coletado durante o período de estudo, dos quais 232 (51,7%) eram machos e 217 fêmeas (48,3%), incluindo 15 fêmeas ovígeras. Os machos mediram desde 2,9 até 17,8 mm CC, enquanto que as fêmeas mediram 5,2 até 18,4 mm CC (Fig. 2). A maioria dos machos (73,7%) e das fêmeas (72,5%) mediram entre 8,1 e 14,0 mm CC (Fig. 2), enquanto que o tamanho das fêmeas ovígeras variou entre 12,2 e 17,2 mm CC. A média das fêmeas foi significativamente maior (teste $t_s = 1,97$; $p < 0,05$) que a média dos machos ($11,8 \pm 2,60$ versus $11,1 \pm 2,80$ mm CC, respectivamente). O primeiro par de quelípodos em

machos maduros foi obviamente desigual (teste t pareado, $t_s = 4,45$; $p < 0,05$) comparado com os quelípodos das fêmeas que foram sub iguais ao longo de toda sua ontogenia (teste t pareado $t_s = 0,11$; $p > 0,05$). Os machos adultos amostraram um dos dois quelípodos do pereiópodo 1 extremamente alongado, quase igual ao comprimento total do corpo.

FIGURA 2. Distribuição de frequência-tamanho nos machos e fêmeas do camarão corrupto *Callichirus seilacheri* da costa do Pacífico na Costa Rica.

A proporção sexual foi relativamente equilibrada (1:1) ao longo do período de estudo (Fig. 3), excetuando durante março e setembro quando o desequilíbrio foi significativamente favorável aos machos (1:0,40) e as fêmeas (1:2,25), respectivamente (Fig. 3). A razão sexual é mantida relativamente equilibrada (1:1) ao longo de quase todo o período de estudo, exceto em março e setembro, quando o desvio foi favorável aos machos (1:0,40) e as fêmeas (1:2,25), respectivamente (Fig. 3). A variação temporal da proporção sexual foi positivamente correlacionada com a aparição mensal das fêmeas ovígeras (teste de Pearson: $r_s = 0,80$; $p < 0,05$), mas não com as alterações temporais da salinidade (teste de Pearson: $r_s = -0,60$; $p < 0,05$) e

com o ciclo ovariano das fêmeas com gônadas maduras (Estágio PD; veja Tabela 1) (teste de Pearson: $r_s = -0,59$; $p < 0,05$).

FIGURA 3. Variação mensal da proporção sexual (M/F) no camarão corrupto *Callichirus seilacheri* na costa do Pacífico na Costa Rica. Os valores que diferem significativamente ($p < 0,05$) da relação 1:1 são indicados com losangos vazios enquanto que aquelas proporções não significativas são mostradas com losangos pretos.

O padrão anual de maturação ovariana revelou um ciclo contínuo de produção de ovócitos. As fêmeas com gônadas em avançados estágios de desenvolvimento estiveram presentes ao longo de todos os meses (Fig. 4). As oscilações mensais na maturação ovariana sugeriram a existência de três processos de maturação ovariana: (i) Um processo começa em janeiro e finaliza em abril com um pico em março; (ii) o segundo ocorre desde maio até agosto, com pico em junho; (iii) e o terceiro evento ocorre desde agosto até novembro/dezembro, com um pico em setembro (Fig. 4). No entanto, as fêmeas com ovos estiveram presentes exclusivamente desde maio até novembro o que revelou uma marcada sazonalidade na produção de ovos na população (Fig. 5A, B).

A aparição de fêmeas com ovos mostrou uma tendência similar à variação de fêmeas com ovários amplamente desenvolvidos ou prontos para desova, embora sem significância estatística (Tabela 2). A variação temporal das fêmeas ovígeras não esteve correlacionada com a temperatura superficial da água do mar (Fig. 5A), mas coincidiu com as oscilações temporais da salinidade (Fig. 5B). As fêmeas com ovos começaram a aparecer no momento em que a salinidade começou a diminuir (maio), e elas desapareceram quando a salinidade alcançou seu menor valor, durante novembro (Fig. 5B). Todas as fêmeas ovígeras coletadas durante este estudo mostraram ovários em desenvolvimento, ou seja, elas são capazes de produzir uma nova camada de forma consecutiva depois da eclosão dos embriões.

FIGURA 4. Percentagem mensal de fêmeas com gônadas em diferentes estágios de desenvolvimento no camarão corrupto *Callichirus seilacheri* da costa do Pacífico na Costa Rica. A seta representa cada pico do processo de maturação ovariana.

TABELA 2. Relação entre os traços da historia de vida do camarão corrupto *Callichirus seilacheri* e as variáveis ambientais. Os valores significativos de cada relação conforme ao coeficiente de correlação produto-momento de Pearson ($p < 0,05$) são mostrados em negrito. Todas as variáveis foram transformadas à raiz quadrada (+ 0,5).

	OF	NVG	I	D	DE	AS	SWT	Salinity	Sex-ratio	Recruitment
OF	1.00	-0.03	0.00	-0.64	0.37	0.28	-0.08	-0.69	0.80	-0.14
NVG	-0.03	1.00	-0.74	-0.02	-0.21	-0.49	0.48	-0.20	-0.31	0.45
I	0.00	-0.74	1.00	0.03	-0.29	0.02	-0.42	-0.17	0.33	-0.51
D	-0.64	-0.02	0.03	1.00	-0.25	-0.53	0.33	0.56	-0.60	-0.33
DE	0.37	-0.21	-0.29	-0.25	1.00	0.39	-0.02	0.25	0.32	-0.04
AS	0.28	-0.49	0.02	-0.53	0.39	1.00	-0.42	0.14	0.24	0.10
SWT	-0.08	0.48	-0.42	0.33	-0.02	-0.42	1.00	0.20	-0.34	-0.39
Salinity	-0.69	-0.20	-0.17	0.56	0.25	0.14	0.20	1.00	-0.60	-0.10
Sex-ratio	0.80	-0.31	0.33	-0.60	0.32	0.24	-0.34	-0.60	1.00	-0.18
Recruitment	-0.14	0.45	-0.51	-0.33	-0.04	0.10	-0.39	-0.10	-0.18	1.00

O processo vitelogênico esteve fortemente correlacionado com o tamanho corporal das fêmeas. O tamanho médio das fêmeas sem gônadas visivelmente desenvolvidas (OND) foi 9,8mm CC, ao passo que foi 13,7mm CC em fêmeas com gônadas prontas para a desova (Fig. 6). Considerando que o tamanho menor das fêmeas ovígeras achadas durante este estudo foi de 12,2mm CC, 75% de todas as fêmeas com gônadas em avançados estágios de desenvolvimento (estágios D e PD) terá a capacidade de produzir embriões. Pelo contrario, mais da metade (65%) das fêmeas com gônadas imaturas (estágio I) e em desenvolvimento (estágio ED), não serão capazes de produzir ovos durante a estação reprodutiva até alcançar um maior tamanho corporal.

FIGURA 5. Percentagem mensal das fêmeas ovígeras (FO) e a temperatura média superficial da água do mar (A) / salinidade (B) no camarão corrupto *Callichirus seilacheri* na costa do Pacífico de Costa Rica. Rs, coeficiente de correlação.

As fêmeas de *C. seilacheri* alcançaram sua maturidade sexual aos 13,7mm CC (Fig. 7A), os machos aos 15,2mm CC (Fig. 7B). Durante a fase de pré-adulto, o comprimento do quelípodo dos machos e as fêmeas são isométricos e não aumentou de tamanho em comparação com a carapaça. Este padrão mudou significativamente em machos quando eles alcançam a maturidade sexual (crescimento alométrico positivo do quelípodo maior). As fêmeas mantiveram um crescimento isométrico ao longo da toda sua ontogenia.

FIGURA 6. Distribuição de freqüência tamanho das fêmeas por cada estágio gonadal no camarão corrupto *Callichirus seilacheri* da costa do Pacífico na Costa Rica.

O número de ovos, independente de seu estágio de desenvolvimento embrionário, variou entre 336 e 7725 (média: 2701 ± 2083 ovos). A produção de ovos nesta espécie não esteve correlacionada com o tamanho das fêmeas (teste de Pearson: $p > 0,01$). As fêmeas levaram entre $3026 \pm 2548,5$ (Estágio I) e $903 \pm 485,8$ (Estágio III) ovos, o qual representa uma perda de ovos de aproximadamente 70,2% ao longo do período de incubação. No entanto, não foram achadas diferenças estatisticamente significativas entre a produção de ovos em diferentes estágios embrionários (teste *a posteriori* de Tukey, $p > 0,05$). O número de ovos através do desenvolvimento dos embriões não esteve correlacionado com o tamanho das fêmeas ou com o estágio de desenvolvimento dos embriões (ANCOVA: $p > 0,05$). A forma dos ovos recentemente produzidos foi quase esférica, os ovos de cor amarelo pálido ao amarelo-laranja. Nos estágios mais avançados a forma começa a ser mais alongada e cor translúcida até café quando estiveram prontos para a desova. O tamanho dos ovos na parte inicial e final do desenvolvimento embrionário foi $0,69 \pm 0,082$ mm e $0,97 \pm 0,000$ mm, respectivamente.

Discussão

As generalizações acerca do padrão reprodutivo em regiões tropicais propõem que a temperatura constante através de todo o ano favorece um tipo de reprodução continua nas populações de invertebrados marinhos bentônicos (Orton 1920, Thorson 1950, Giese & Pierse 1974, Sastry 1983). Vários estudos sobre o ciclo reprodutivo de decápodes procedentes de águas tropicais têm corroborado esta proposição (e.g. Kikuchi 1962, Bauer 1976, Bauer 1989, Da Costa & Fransozo 2004, Freire *et al.* 2011). No entanto, o estudo atual contradiz esta tendência no sentido que a reprodução nem sempre é continua em ambientes tropicais. As fêmeas com ovos de *C.*

seilacheri foram encontradas exclusivamente desde maio até novembro; por tanto o padrão reprodutivo desta espécie foi do tipo sazonal.

FIGURA 7. Maturidade sexual das fêmeas (A) e dos machos (B) de *Callichirus seilacheri* procedente da costa do Pacífico de Costa Rica. Pontos vazios representam os dados por classe de tamanho e a linha tracejada mostra o tamanho onde 50% as fêmeas e os machos atingem a maturidade sexual.

As fêmeas com ovários lotados de ovócitos maduros (estágio PD) foram achadas durante todo o ano o qual sugere que este espécie pode produzir camadas sucessivas de embriões durante um mesmo período reprodutivo. Se isto é real, então pode-se esperar que a correlação entre a percentagem mensal das fêmeas com ovos (%) prontos para a desova (estágio PD) e as fêmeas ovígeras teria que ser sempre elevada.

Curiosamente a correlação destas variáveis foi boa, mas não significativa ($r_s = 0,49$; $p > 0,05$). Provavelmente este resultado esteja relacionado com o poder estatístico do teste o qual está limitado pelo tempo de estudo (vide Hernáez *et al.* 2012). Eu penso que as fêmeas de *C. seilacheri* são capazes de produzir só uma camada de filhotes por ano. Esta suposição é suportada pela estreita relação achada entre o segundo e terceiro processo de maturação ovariana e as fêmeas ovígeras as quais co-ocorreram desde maio até novembro. Por outro lado, o primeiro processo de maturação ovariana em fêmeas com ovócitos maduros detectada desde janeiro até abril parece estar associado com outros aspectos do ciclo reprodutivo de *C. seilacheri*, como a corte e a cópula. De fato, as fêmeas coletadas durante este período não levaram embriões, apesar de que a maioria tinha gônadas prontas para a desova.

A costa do Pacífico na Costa Rica tem um marcado clima sazonal, com uma época seca desde dezembro até março/abril, e uma estação chuvosa que se estende de maio até outubro (Amador *et al.* 2006). Igualmente, outra promitente figura oceanográfica da costa do Pacífico na Costa Rica é a existência de uma área de afloramento sazonal na zona do Golfo de Papagayo (Alfaro & Cortés 2012), e uma área de ressurgência intermitente na zona do Golfo de Nicoya (Brenes *et al.* 2003). Todos estes eventos oceanográficos geram oscilações físicas (e.g. temperatura e salinidade) e ecológicas (florescimento de algas) (Alfaro & Cortés 2012), as quais influem sobre a sobrevivência das larvas no ambiente marinho. O padrão reprodutivo reportado em outros decápodes está em concordância com a variabilidade sazonal reportada ao longo da costa do Pacífico na Costa Rica. Por exemplo, a temporada de produção de ovos (junho até agosto) do camarão entremarés *L. bocourti* está relacionada com a diminuição da salinidade durante a época chuvosa (Hernáez *et al.* 2012). Enquanto a presença de fêmeas com ovos (novembro até março) no lagostim

de águas profundas *Pleuroncodes monodon* está ligado ao afloramento costeiro durante a estação seca (Hernández & Wehrtmann no prelo). Os dados confirmam esta tendência. As fêmeas ovígeras foram encontradas exclusivamente desde maio até novembro, e sua aparição esteve estreitamente ligada à diminuição da salinidade durante a estação seca. Aparentemente as fêmeas são capazes de sincronizar seu ciclo reprodutivo (ciclo gonadal e de produção de ovos) com a chegada das chuvas. As larvas de camarões calianásidos como *Callichirus major* e *C. islagrande*, desenvolvem-se em condições oligohalinas (Felder 1978, ver também Felder *et al.* 1986, Nates *et al.* 1997). Conforme aos resultados do presente estudo, *C. seilacheri* não parece ser a exceção. O ciclo reprodutivo de *C. seilacheri* pode ser visto como uma resposta integrada dos indivíduos de uma população às condições do ambiente, ambos em um sentido funcional e temporal.

Um padrão temporal que tem emergido dos dados desta pesquisa, sobre a população do camarão corrupto da costa do Pacífico na Costa Rica, é que esta é bastante equilibrada quanto à razão sexual, baseada em um sistema social conformado por indivíduos solitários dentro de cada toca. Uma tendência similar foi previamente reportada em *C. garthi*, procedente das águas temperadas do Chile, embora neste caso as galerias estejam ocupadas por mais de um indivíduo (Hernández & Wehrtmann 2007). À primeira vista o estilo de vida de *C. seilacheri* sugere um sistema de vida poligâmico, como foi já observado em outros decápodes com estilo de vida solitário (Diesel 1986, Thiel *et al.* 2003). As fêmeas são significativamente maiores que os machos, tendo estes últimos o primeiro par de pereópodos desiguais, com um dos dois quelípodos extremamente alongado. Esta característica (dimorfismo sexual no tamanho corporal e armamento) encaixa perfeitamente em um modelo poligâmico (veja Baeza & Thiel 2007).

A proporção sexual foi 1:1 durante a maior parte do período de estudo exceto em maio e setembro, quando o desequilíbrio foi favorável aos machos e as fêmeas (respectivamente). Conforme a teoria de alocação sexual, uma razão sexual equilibrada (1:1) reflete uma produção igual de filhos e filhas em populações naturais (Charnov 1982). Pelo contrario, a polarização observada em maio e setembro pode estar associada com alteração temporal da distribuição espacial de cada sexo dentro da galeria. Assumindo que ambos sexos tem a mesma probabilidade de ser capturados pelo sistema de coleta, é possível propor que durante maio os machos se posicionam na parte superior da galeria, o que incrementa a sua probabilidade de ser capturado. Um esquema similar poderia explicar o maior numero de fêmeas encontradas durante setembro. A pergunta natural que surge agora é: como explicar estas oscilações temporais na distribuição dos machos e fêmeas dentro das galerias? Um teste de correlação estatística mostrou um valor altamente significativo entre a relação do valor mensal da salinidade/percentagem mensal de fêmeas com ovos e a razão sexual (Tabela 2). Assim as oscilações temporais na distribuição espacial dos machos e as fêmeas parecem estar relacionados com a variabilidade ambiental da salinidade e o ciclo reprodutivo de *C. seilacheri*.

A variabilidade nas características reprodutivas e o tamanho corporal de diferentes espécies do camarões entremares da família Callianassidae, listados na tabela 3, reflete os limites fisiológicos impostos pela temperatura em diferentes regiões temperadas e quentes. A regra que fala sobre a relação entre o tamanho corporal e a temperatura (Atkinson & Sibly 1997, Angilletta & Dunham 2003) assume que a taxa de crescimento dos indivíduos procedentes de ambientes frios é menor que aqueles de ambientes quentes. Este paradigma se encaixa na informação reportada sobre a fecundidade eo tamanho máximo do corpo nos camarões calianásidos

procedentes dos mares tropicais e mares temperados. Na verdade, todas as espécies incluídas na tabela 3 de águas geladas (*C. garthi*, *N. californiensis*, *S. mirim*) alcançaram tamanhos corporais maiores que aquelas procedentes de águas quentes (*C. seilacheri*, *C. major*, *L. bocourti*, *L. sinuensis*). Comparado com *C. garthi* da costa chilena, *C. seilacheri* produziu, em média, cerca de quatro vezes menos ovos ($4320 \pm 1900,5$ ovos) e de menor tamanho ($0,72 \pm 0,007$ mm) que aqueles produzidos pela espécie de Chile ($17450 \pm 3796,8$ ovos; $0,88 \pm 0,061$ mm). Do mesmo modo, as fêmeas de *C. seilacheri* da costa do Pacífico na Costa Rica alcançaram um tamanho menor (12,2-17,2 mm CC) que aquelas de *C. garthi* (18,6-23,2 mm CC) da costa chilena.

A influencia da variabilidade sazonal sobre os estágios de vida de invertebrados marinhos procedentes de América Central, embora não universal, é um fenômeno recorrente. Seu valor como uma hipótese de reprodução não deve ser descartada até que outras avaliações tornem-se disponíveis (Hernández *et al.* 2012, Hernández & Wehrtmann no prelo). O conhecimento da sazonalidade reprodutiva de *C. seilacheri* é um importante exemplo de como a historia de vida das espécies tropicais adaptea se as condições ambientais. Este aspeto deve ser considerado quando programa-se qualquer estratégia para o manejo sustentável das espécies em regiões quentes.

TABELA 3. Comparação das características reprodutivas em camarões calianásidos de América (n.a. = informação não indicada em a literatura citada; CC, comprimento da carapaça; FO = fêmeas ovígeras). As letras usadas para os diferentes valores referem se a origem da informação.

Espécie	Localidade	Temperatura água (°C)	Período reprodutivo	Intervalo CC (mm) FO	Intervalo número ovos	Tamanho médio dos ovos (mm)	Referências
<i>Callichirus garthi</i>	Pacífico Leste (18°25'S)	16-20 ^a	Mar-Set/Nov-Dez	18,6-23,2 ^b	9 612-25 550 ^b	0,88 ^b	Hernández & Wehrtmann 2007 ^a , Hernández <i>et al.</i> 2008 ^b
<i>C. major</i>	Atlântico Oeste (8°11'S)	26-31	Continua	7,2-12,6	670-3 530	n.a.	Botter-Carvalho <i>et al.</i> 2007
<i>C. seilacheri</i>	Pacífico Leste (9°55'N)	27-32	Mai-Nov	12,2-17,2	336-7 725	0,72	Presente estudo
<i>Lepidophthalmus bocourti</i>	Pacífico Leste (10°10'N)	28-35	Jul-Ago	11,0-18,4	611-6 150	0,87	Hernández <i>et al.</i> 2012
<i>L. sinuensis</i>	Atlântico Oeste (9°17'N)	31-33	Continua	7,0-16,8	n.a.-958	1,22	Nates & Felder 1999
<i>Neotrypaea californiensis</i>	Pacífico Leste (46°24'N)	n.a.	Abr-Ago	9,0-19,0	200-14 000	0,73	Dumbauld <i>et al.</i> 1996
<i>Sergio mirim</i>	Atlântico Oeste (32°13'S)	12-26	Set-Jan	18,2-27,6	301-6 586	1,13	Pezzuto 1998

Referências

- Alfaro, E.J. & Cortés J. (2012) Atmospheric forcing of cool subsurface water events in Bahía Culebra, Gulf of Papagayo, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60, 173–186.
- Amador, J.A., Alfaro, E.J., Lizano, O.G. & Magaña, V.O. (2006) Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 101–142.
- Angilletta, M.J. Jr & Dunham, A.E. (2003) The temperature–size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist*, 162, 332–342.
- Atkinson, D. & Sibly, R.M. (1997) Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 235–239.
- Baeza, J.A. & Thiel, M. (2007) The mating system of symbiotic crustaceans. A conceptual model based on optimality and ecological constraints. In: Duffy, J.E. & Thiel, M. (eds.) *Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms*. Oxford: Oxford University Press, 249–255.
- Bauer, R.T. (1976) Mating behavior and spermatophore transfer in the shrimp *Heptacarpuspictus* (Stimpson) (Decapoda : Caridea: Hippolytidae). *Journal of Natural History*, 10, 415–440.
- Bauer, R.T. (1989) Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127, 175–187.
- Bott, R. (1955) Litorale Dekapoden (Crustacea) aus El Salvador. 2. Litorale Dekapoden, außer *Uca*. *Senckenbergiana biologica*, 36(1–2), 45–72.

- Botter-Carvalho, M.L., Santos, P.J.P. & Carvalho P.V.V.C. (2007) Population dynamics of *Callichirus major* (Say, 1818) (Crustacea, Thalassinidea) on a beach in northeastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 508–516.
- Brenes, C.L., Coen, J.E., Chelton, D.B., Enfield, D.B., León, S. & Ballesterio, D. (2003) Wind driven upwelling in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *International Journal of Remote Sensing*, 24, 1127–1133.
- Charnov, E.L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- Da Costa, C.R. & Fransozo, A. (2004) Reproductive biology of the shrimp *Rimapenaeus constrictus* (Decapoda, Penaeidae) in the Ubatuba region of Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 24, 274–281.
- Diesel, R. (1986). Optimal mate searching strategy in the symbiotic spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda). *Ethology*, 72, 311–328.
- Dumbauld, B.R., Armstrong, D.A. & Feldman, K.L. (1996) Life-history characteristics of two sympatric thalassinidean shrimps, *Neotrypaea californiensis* and *Upogebia pugettensis*, with implications for oyster culture. *Journal of Crustacean Biology*, 16(4), 689–708.
- Felder, D.L. (1978) Osmotic and ionic regulation in several western Atlantic Callianassidae (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Biological Bulletin*, 154, 409–429.
- Felder, D.L. (2001) Diversity and ecological significance of deep burrowing macrocrustaceans in coastal tropical waters of Americas (Decapoda: Thalassinidea). *Interciencia*, 26, 440–449.
- Felder, J.M., Felder, D.L. & Hand, S.C. (1986) Ontogeny of osmoregulation in the estuarine ghost *Callinassa jamaicensis* var. *louisianensis* Schmitt (Decapoda,

- Thalassinidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 99, 91–105.
- Fiedler, P.C. (2002) The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep-Sea Research* (Part I), 49, 321–338.
- Freire, A.S., Pinheiro, M.A.A., Karam-Silva, H. & Teschima M.M. (2011) Biology of *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) (Brachyura, Grapsidae) in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic Ocean. *Helgoland Marine Research*, 65(3), 263–273.
- Giese, A.C. & Pearse, J.S. (1974) Introduction: General principles. In: Giese, A.C. & Pearse, J.S. (eds.) *Reproduction of marine invertebrates. Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans*. New York, NY: Academic Press, p 1–49.
- Hernández, P. & Wehrtmann, I.S. (2007) Population biology of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Decapoda: Callianassidae) in northern Chile. *Revista de Biología Tropical*, 55(Suppl. 1), 141–152.
- Hernández, P. & Wehrtmann, I.S. (no prelo) Breeding cycle of the red squat lobster *Pleuroncodes monodon* H. Milne Edwards, 1837 (Decapoda, Galatheidae) from deepwater Pacific of Costa Rica. *Marine Ecology*.
- Hernández, P., Palma, S. & Wehrtmann, I.S. (2008) Egg production of the burrowing shrimp *Callichirus seilacheri* (Bott, 1955) (Decapoda, Callianassidae) in northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 62, 351–356.
- Hernández, P., Villegas-Jiménez, E., Villalobos-Rojas, F. & Wehrtmann, I.S. (2012) Reproductive biology of the ghost shrimp *Lepidophthalmus bocourti* (A. Milne-Edwards, 1870) (Decapoda: Axiidea: Callianassidae): A tropical species with a seasonal reproduction. *Marine Biology Research*, 8:7, 635–643.

- Kikuchi, T. (1962) An ecological study on animal community of *Zostera* belt, in Tomioka Bay, Amakusa, Kyushu (II). Community composition (2) Decapod crustaceans. *Records of Oceanographic Works in Japan*, 6(Spec. number), 135–146.
- Kimura, D. (1974) Logistic model estimating ogives from catches of codends whose ogives overlap. *Journal du Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 38, 116–119.
- Kinne, O. (1970) Temperature. Invertebrates. In: O Kinne editor. *Marine Ecology*. Chichester: Wiley and Sons, p 407–514.
- Manning, R.B. & Felder, D.L. (1991) Revision of the American Callianassidae (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 104, 764–792.
- Nates, S.F. & Felder, D.L. (1999) Growth and maturation of the ghost shrimp *Lepidophthalmus sinuensis* Lemaitre and Rodrigues, 1991 (Crustacea, Decapoda, Callianassidae), a burrowing pest in penaeid shrimp culture ponds. *Fishery Bulletin*, 97, 526–541.
- Nates, S.F., Felder, D.L., Lemaitre, R. (1997) Comparative larval development in two species of the burrowing ghost shrimp genus *Lepidophthalmus* (Crustacea, Decapoda, Callianassidae). *Journal of Crustacean Biology*, 17, 497–519.
- Orton, J.H. (1920) Sea temperature, breeding and distribution of marine animals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 12, 339–366.
- Pezzuto, P.R. (1998) Population Dynamics of *Sergio mirim* (Rodrigues 1971) (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) in Cassino Beach, Southern Brazil. *Marine Ecology*, 19(2), 89–109.

- Retamal, M.A. (1975) Descripción de una nueva especie del genero *Callianassa* y clave para reconocer las especies Chilenas. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 49, 177–183.
- Rivadeneira, M.M., Hernáez, P., Baeza, J.A., Boltaña, S., Cifuentes, M., Correa, C., Cuevas, A., del Valle, E., Hinojosa, I., Ulrich, N., Valdivia, N., Vásquez, N., Zander, A. & Thiel, M. (2010) Testing the abundant-centre hypothesis using intertidal porcelain crabs along the Chilean coast: linking abundance and life-history variation. *Journal of Biogeography*, 37, 486–498.
- Sastry, A.N. (1983) Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg, F.J. & Vernberg, W.B. (eds) *The Biology of Crustacea* Vol. 8. New York, NY: Academic Press, p 179–270.
- Shapiro, S.S. & Wilk, M.B. (1965) An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, 52(3/4), 591–611.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) Biometry, the principles and practices of statistics in biological research. W.H. Freeman, New York, p. 859.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories* (Oxford: Oxford University Press), p. 249.
- Thiel, M., Zander, A., Valdivia, N., Baeza, J.A. & Rueffler, C. (2003) Host fidelity of a symbiotic porcellanid crab: the importance of host characteristics. *Journal of Zoology* (London), 261, 353–362.
- Thorson, G. (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 25, 1–45.
- Zar, J.H. (1999) Biostatistical analysis. Upper Saddle River, New Jersey.

CONCLUSÕES GERAIS

Embora a ecologia de camarões talassinídeos americanos tem recebido crescente atenção durante a última década (veja Coelho *et al.* 2000, Felder 2001, Hernáez & Wehrtmann 2007, Hernáez *et al.* 2012, Rosa-Filho *et al.* 2013) a taxonomia de certos gêneros segue sendo incerta especialmente pela falta de estudos morfológicos sobre o material tipo asignado a cada espécie (veja Manning & Felder 1991, Sakai 1999, 2005, 2011, Ayón-Parente *et al.* 2013). No caso das três espécies válidas do gênero *Callichirus* na costa americana (Sakai 2011), duas delas possuem descrições originais incompletas (*Callichirus major*: Say, 1818; *C. seilacheri*: Bott, 1955), deficientemente ilustradas (*C. seilacheri*: Bott, 1955) ou carentes de qualquer tipo ilustração científica (e.g. *Callichirus islagrande*: Schmitt, 1935; *Callichirus major*: Say, 1818) o que tem gerado muita incerteza na identificação do material biológico coletado posteriormente em outros estudos. Esta tese junto com oferecer uma completa e ilustrada descrição da espécie *C. seilacheri* (veja capítulo 1), provee dentro do capítulo 2, as primeiras evidências morfológicas que permitem separar a *C. garthi* como um taxon válido de *C. seilacheri*. Conforme as informações proporcionadas nesse capítulo, *C. garthi* e *C. seilacheri* são morfológica e ecologicamente diferentes pelo qual ambas espécies tem que ser consideradas como taxa diferentes. Portanto, a Hipótese nº 1 desta tese que diz que “A grande população de *Callichirus seilacheri* ao longo da costa do Pacífico Leste encontra se separada em duas diferentes populações” tem que ser considerada como certa.

As considerações alcançadas no presente estudo sobre a Hipótese de Centro Abundância (HCA) devem ser consideradas como uma exceção para um fenômeno recorrente nas populações naturais (Brown 1984). Embora, a densidade de *C. garthi* ao longo da costa do Chile não ajustou-se ao modelo normal de distribuição da

abundância, o valor da HCA como uma hipótese biogeográfica não deve ser descartada até que outras avaliações tornam-se disponíveis. Não há dúvida de que a abundância das populações de *C. garthi* é intimamente relacionados com uma série de fatores físicos, bióticos e antrópicos, os quais regulam a sobrevivência e reprodução dos indivíduos em cada população local. Entre estes fatores, a distância existente entre cada população e um rio, parece ter um papel fundamental no valor que alcança a densidade e na estabilidade demográfica das populações. Estudos futuros podem lidar mais adequadamente com a complexidade intrínseca do sistema, incluindo estudos a menor e maior escala sobre a demografia populacional desta espécie. Isto pode ser fundamental para compreender o funcionamento das populações ao longo de seu intervalo de distribuição.

A temperatura é um fator crucial que regula o ciclo reprodutivo de muitas populações decápodes costeiros em regiões temperadas (e.g. Kinne 1970, Sastry 1983). No entanto, quando as oscilações térmicas são relativamente estável, a atividade gonadal pode ser modulada por outros fatores, tais como a salinidade, a intensidade da luz e a disponibilidade de alimentos (Zimmerman & Felder 1991, Bauer & Lin 1994). Na realidade, a informação anterior confirma que a reprodução contínua em ambientes tropicais requer uma temperatura constante como o fator iniciante, mas a produtividade do plâncton estável é fundamental como um fator final de um modelo contínuo de reprodução para alimentar as larvas. Os resultados do capítulo 4 desta tese suportam esta última proposta. Como foi observada no camarão corrupto *C. seilacheri*, a reprodução em espécies tropicais nem sempre é contínua, ao contrário, se adapta as condições locais. Portanto, a hipótese que prediz que as baixas oscilações térmicas ao longo de todo o ano em ambientes tropicais favorecem um tipo de reprodução contínua, tem que ser rejeitada no caso de *Callichirus seilacheri*.

COMENTARIO FINAL (ESPAÑOL)

Durante mi paso por el programa de doctorado y en mis viajes por América tuve la oportunidad de recibir el cariño y la cooperación de muchos colegas de países como Brasil, Chile, Costa Rica, Nicaragua y El Salvador con los cuales estaré siempre agradecido. Sin embargo, este proceso no estuvo exento de dificultades las cuales me gustaría relatar brevemente desde mi punto de vista personal. Las dificultades a las que me quiero referir surgieron de los poderes fácticos que lamentablemente controlan una parte del quehacer científico en nuestra querida Latinoamérica. En mi opinión estos poderes oscuros crecen como una escuela negativa la cual se empeña en obstaculizar el normal desarrollo de aquellos investigadores que se oponen a las grandes mafias instaladas en el poder. Porque lamentablemente el nepotismo muchas veces supera el mérito real que un investigador debe poseer para obtener una beca o financiamiento para sus proyectos. En lo personal, viví en carne propia la presión por colocar el nombre de algún investigador jefe de laboratorio en mis trabajos sin que existiera el mérito para ello. Por mi actividad como taxónomo también constatar como algunos curadores de ciertos museos de Costa Rica manejan las colecciones biológicas como si fueran de uso personal. Lamentablemente ambos aspectos aquí mencionados constituyen una práctica muy común en nuestras universidades. Como reguero de pólvora, este verdadero cáncer de la ciencia se extiende en nuestras casas de estudio envenenando las mentes de nuestros jóvenes investigadores creando una red de influencia totalmente contraria a los principios básicos de la ciencia que son la libertad y el pluralismo.