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

“Seleção de habitat e natureza polimórfica em populações do camarão *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda: Caridea)”

Rafael Campos Duarte

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

RIBEIRÃO PRETO – SP

2011

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

“Seleção de habitat e natureza polimórfica em populações do camarão *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda: Caridea)”

Rafael Campos Duarte

Orientador: Prof. Dr. Augusto Alberto Valero Flores

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

RIBEIRÃO PRETO – SP

2011

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.

Duarte, Rafael Campos

Seleção de habitat e natureza polimórfica em populações do camarão *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda: Caridea), 2010.

67 p. : il. ; 30 cm

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

Orientador: Flores, Augusto Alberto Valero

FOLHA DE APROVAÇÃO

Rafael Campos Duarte

‘Seleção de habitat e natureza polimórfica em populações do camarão *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda: Caridea)’

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

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Agradecimentos

Ao Prof. Augusto Flores, pela orientação sempre presente e excelente companheirismo até em terras havaianas! Obrigado pela confiança, amizade e liberdade em realizar todo esse projeto, que muitas vezes fugia de sua linha de pesquisa.

Aos professores da FFCLRP/USP John McNamara, Fernando Mantelatto e Ricardo Macedo, pelas sugestões e críticas dadas no Exame de Qualificação.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pela bolsa de mestrado concedida (# 2009/06675-4).

À toda a galera do Centro de Biologia Marinha/USP em São Sebastião. Ao pessoal da administração e área acadêmica (Simone, Graça, Camila, Elaine, Cleide, Maristela, Ana Paula, Eli, Wagner, Limarque, Claré, Emerson e Cido) por sempre estarem dispostos a resolver todas as pendências burocráticas, e também pela companhia na hora de tomar aquele cafezinho à tarde. Às melhores cozinheiras do mundo (depois da minha mãe, lógico), Adinalva, Clauce, Kátia e Fatinha, e ao Sr José, por fazerem da hora do almoço a mais aguardada e deliciosa do dia, e por sempre capricharem no meu prato de comida! Rs! À Dona Maria e Sílvia por sempre manterem as nossas bagunças mais limpas e organizadas. Aos motoristas Sr. Luis, melhor pandeirista de São Sebastião, e Sr Oliveira pela eterna disposição e bom papo. Ao pessoal da manutenção, Fábio, Elias, Ananias, Paulo e Reinaldo pela ajuda na construção das mais estranhas estruturas para a realização dos experimentos e reparos em todo sistema de água, luz e até ar-condicionado do CEBIMar. Ao Allan por sempre resolver os problemas no meu computador quando ele hesitava em parar nos momentos em que não deveria. Ao Wagney e Virginia por conseguirem todos os artigos impossíveis e inimagináveis. E principalmente aos técnicos de laboratório, Edu, Joseilto, Joseph e Seu Elso, pela ajuda nas coletas e experimentos, além dos passeios de barco, e ótimas tardes regadas de muitas risadas, café, violão e bom papo.

A todos os amigos e amigas que ao longo desses 2 anos me aturaram em São Sebastião. À Lud e Carol, logo no início de tudo, pela amizade e constante apoio. Carol... valeu pela revisão no texto da dissertação! À galera sensacional da Rep da Alegria, Paula, Maysa, Tchuka, Pedrito, Danilo e Sayão por todos os momentos bons que passamos juntos. Um agradecimento especial pro cara que tenho que aturar desde a época da faculdade, e que sempre que preciso está do meu lado! Valeu Sayão... seu fela! Às pessoas do Lab que sempre me ajudaram quando foi preciso, nas saídas de barco, realização de experimentos ou no

momento de escrever a dissertação. Aos pesquisadores e professores do CEBIMar, Sol, Serginho, Ronaldo, Fabi, Gustavo, Karin, Ezequiel, Álvaro, Áurea, entre outros, que ajudaram em muito com as sugestões dadas em todos os Cebimários que apresentei. Aos meus amigos Damián, o argentino mais gente boa de Barequeçaba, Renato, Monte, Pitoco e Jajá, e às amigas Isabel, Beatriz, Bianca, Simone, Karine e Katherine pelo companheirismo em Barequeçaba, pelas conversas e risadas e pelos melhores almoços e jantares do mundo, sem contar as inesquecíveis festas que abalaram o litoral norte! Isa e Kat, obrigado pela companhia na sala dos tanques onde tinha que ficar triando milhões e milhões de algas! À Andreia e Mariana que me ajudaram logo no início de tudo, pelas dicas, paciência e companhia. Ao Zacarias e Catatau pela força dada durante a triagem do material!

A todos que me acolheram super bem em Ribeirão Preto durante o período em que frequentei as disciplinas. A todos os moradores da Pensão da Dona Angelina pela acolhida, boas conversas e risadas diárias. Agradeço ao Lucas, mineiro gente finíssima, ao Rogério Capeta e ao Samuel pela importante companhia em um lugar totalmente estranho pra mim. Agradecimento especial ao Samuel Firula, pelas dicas, sugestões, conversas acadêmicas e pessoais, além da ótima companhia no Hawaii. Valeu meu querido!!!

À minha amiga querida Mayla, pelas palavras de apoio, troca de músicas, bate-papo e muitas risadas mesmo morando longe pra c.... lá no Parazão! Á Micaela pela amizade e apoio em grande parte desses 2 anos!

À minha família toda, pelo apoio incondicional em todas as minhas decisões! Aos meus pais, Paulo e Lúcia, pelo amor, carinho e confiança sempre presentes! Sem o apoio de vocês nada disso tudo teria saído. Aos meus tios, tias, primos e primas que sempre me ajudaram quando preciso, sempre acreditando no meu potencial. Aos meus irmãos, Vini e João, pelo apoio e paciência a esse meu trabalho doido e tranquilo, como eles mesmos o caracterizam! À cunhada e amiga mais (in)suportável do mundo pela ótima companhia, conversas e partidas sensacionais de Imagem e Ação nas noites frias dessa cidade! A todos meus amigos de Ribeirão Pires pelos churrascos, festas, fondues e principalmente pelo apoio e companheirismo. Um agradecimento mais que especial à Maria (boa mesmo) por fazer desses últimos meses muito mais felizes e Super Plus!

“Se há um lugar, no mundo, em que você pode pensar não ser nada, este lugar é aqui. Não é mais terra, não é mar ainda. Não é vida falsa, não é vida verdadeira. É tempo. Tempo que passa. E só.”

Alessandro Baricco – Oceano Mar

Resumo

O polimorfismo cromático é bastante comum em diversos grupos animais, podendo ser determinado geneticamente ou induzido por pistas ambientais. A existência de padrões de cor distintos em uma espécie pode variar de acordo com o tamanho e o sexo dos indivíduos na população. Além disso, os mesmos podem se diferenciar em suas características morfológicas e reprodutivas, as quais, por sua vez, estão associadas a aspectos comportamentais, ecológicos ou fisiológicos distintos. Dessa forma, diferentes estratégias de vida, caracterizadas por custos/benefícios específicos, podem ser selecionadas para cada padrão de cor. O camarão carídeo *Hippolyte obliquimanus* é um membro importante da fauna de águas costeiras tropicais, vivendo em associação com bancos de algas. Apresenta dois padrões de cor distintos: o primeiro é formado por animais com coloração homogênea marrom-esverdeada (M-E), rosa (R) ou preta (P); e o segundo por animais de coloração disruptiva (D), caracterizados por indivíduos com uma listra longitudinal transparente no abdômen ou por bandas circulares coloridas ao longo do corpo. O presente trabalho teve como principal objetivo avaliar possíveis mecanismos reguladores da condição polimórfica em *H. obliquimanus*. Para isso, foram estabelecidos três objetivos específicos, sendo que o primeiro visava quantificar a distribuição espacial dos padrões de cor entre as macroalgas *Sargassum* spp. e *Galaxaura marginata*. As algas foram coletadas em praias no Canal de São Sebastião (SP) e seguidamente processadas em laboratório, onde foram agitadas em água do mar para o desprendimento dos camarões. A densidade total de camarões (ind.kg^{-1} de fital) foi maior em *Sargassum* spp. que em *G. marginata*, e os morfótipos de cor se distribuíram diferentemente entre as algas. Os animais de coloração homogênea marrom-esverdeada foram mais abundantes em *Sargassum* spp., e os de coloração homogênea rosa e preta em *G. marginata*, enquanto que os animais de padrão disruptivo distribuíram-se igualmente entre as duas algas. Esses resultados indicam que a distribuição dos morfótipos está relacionada ao padrão de cor do substrato ao qual se assemelham, tornando-os possivelmente mais crípticos contra a predação. O segundo objetivo proposto foi testar em laboratório se os padrões de distribuição dos morfótipos observados em campo seriam resultado de seleção de habitat por parte dos camarões ou por um processo de alteração cromática dos mesmos, uma vez em contato com a alga hospedeira. Para testar a primeira hipótese, foram realizados experimentos de múltipla-escolha com os padrões de cor homogêneos M-E e R, sendo oferecidos ao mesmo tempo volumes iguais das algas *Sargassum* spp. e *G. marginata*. Os animais marrom-esverdeados

selecionaram *Sargassum* spp., enquanto que os de coloração rosa não mostraram preferência entre as algas. A hipótese de alteração cromática foi testada através de um experimento com os padrões de cor M-E e R, os quais foram confinados em volumes iguais e individuais das mesmas algas utilizadas anteriormente, bem como de mímicas confeccionadas com fita plástica. Em apenas cinco dias, os camarões de ambos os padrões de cor modificaram a sua coloração quando em contato com a espécie de alga cuja coloração não correspondia à sua. Nenhuma alteração cromática consistente foi observada nos animais confinados às algas mímicas, sugerindo que para os padrões de cor homogêneos, a mudança de cor é obtida através da alimentação. Dessa forma, a distribuição natural dos morfótipos é parcialmente mediada pela seleção de um habitat específico e por um processo de alteração cromática. Tal plasticidade aparentemente contribui para a redução do risco de predação na espécie. Por fim, o terceiro objetivo proposto foi caracterizar cada um dos padrões de cor de acordo com o seu tamanho, razão sexual e respectivos parâmetros reprodutivos, a fim de testar a existência de possíveis custos adicionais na manutenção da condição polimórfica na espécie. Os padrões de cor homogêneos e disruptivos não variaram quanto ao tamanho da carapaça, mas as suas frequências foram diferentes entre os sexos, sendo que os padrões homogêneos prevaleceram nas fêmeas e o padrão disruptivo nos machos. Além disso, não foram detectados custos reprodutivos adicionais associados à condição polimórfica na espécie, uma vez que nenhum dos parâmetros reprodutivos medidos foi diferente entre os padrões de cor. A manutenção de uma coloração disruptiva pelos machos, não correspondente a qualquer uma das algas, é consistente com o sistema de acasalamento por busca simples sugerido para a espécie. Nesse sistema, os machos são móveis e acasalam com o maior número de fêmeas possível, não investindo tempo e energia na guarda da mesma. Dessa forma, é provável que os custos associados à reprodução sejam diferentes para machos e fêmeas, em conformidade com a Hipótese do Nicho Dimórfico. Análises de morfometria geométrica, realizadas em camarões machos disruptivos e homogêneos, mostraram a existência de diferenças morfológicas entre os mesmos. Machos disruptivos são mais hidrodinâmicos, o que, conjuntamente com os demais resultados, sugere que estes camarões têm maior mobilidade e exercem uma função diferenciada na população.

Palavras-chave: Polimorfismo. Alteração cromática. Fital. Camarão. Seleção de habitat.

Abstract

Color morphs are commonplace in a variety of animals, and may be either genetically constrained or induced by environmental cues. They are often associated to size or sex of individuals in a given population, and may signal different behavioral, ecological or physiological attributes. Hence, alternative morph-specific strategies, involving particular cost/benefit ratios, can be selected. The tropical caridean shrimp *Hippolyte obliquimanus* is an important species in coastal habitats, usually associated to macroalgal beds. Two main different color morphs are easily distinguished: homogeneous, either greenish-brown (G-B), pink (P) or black (B); and disruptive (D), characterized by a transparent longitudinal band, or circular colored bands, along the body. The purpose of this study was to evaluate possible mechanisms regulating the polymorphic condition in *H. obliquimanus*. For that, three specific objectives were set up. First, the distribution of color morphs in two dominant shallow subtidal macroalgae, *Sargassum* spp. and *Galaxaura marginata*, was assessed. Algal samples were obtained at different sites in the São Sebastião Channel (SP), and processed shortly after to sort out shrimps. The total shrimp density was highest in *Sargassum* spp. and color morphs were unevenly distributed between the two algae. G-B homogeneous individuals were more abundant in *Sargassum* spp., while P and B ones were more abundant in *G. marginata*. Disruptive shrimps were equally distributed. These results indicate that distribution of color morphs is related to the color of the substrate, making these shrimps more cryptic, and hence less susceptible to predators. Second, laboratory trials were conducted to test whether field observations are due to (i) habitat selection or (ii) chromatic alteration upon contact with the host alga. To test the first hypothesis, multiple-choice experiments were run using G-B and P individuals, offering the same volume of both *Sargassum* and *Galaxaura*. G-B shrimps did select *Sargassum*, while P animals did not show any preference. The same morphs were used to test the second hypothesis, but now confined with equal volumes of each of the algae above and their respective plastic ribbon-tape mimics, matching their color as close as possible. In just 5 d, both morphs changed their color upon contact with natural algae of unmatched coloration. No consistent color change was observed for shrimps in contact with algal mimics, suggesting that, for homogeneous morphs, chromatic change is achieved through feeding. Therefore, the natural distribution of color morphs is at least partially explained by these two processes combined. Such plasticity apparently contributes to reduce predation risk. Lastly, color morphs were characterized according to size, sex-ratio and key reproductive parameters

to verify if polymorphism in this species implies in added costs. Size of homogeneous and disruptive morphs did not differ, but homogeneous shrimps were predominantly females and disruptive individuals mostly males. No morph-specific reproductive costs were identified, since reproductive parameters did not change between morphs. The maintenance of disruptive males, lacking substrate-matching coloration, is consistent with the simple-search mating system, in which highly mobile males mate with the highest possible number of females, not investing in time or energy in guarding. If so, reproductive costs of males and females are expected to be different, in accordance with the Dimorphic Niche Hypothesis. Geometric morphometric analysis comparing disruptive and homogeneous males evidenced significant differences in body shape. Disruptive shrimps are more streamlined, further suggesting they may in fact be more mobile and play a differential role in the population.

Keywords: Polymorphism. Chromatic change. Phytal. Shrimp. Habitat selection.

Sumário

Introdução.....	13
Objetivos.....	20
Material e métodos.....	21
Distribuição espacial dos padrões de cor de <i>Hippolyte obliquimanus</i> em <i>Sargassum</i> spp. e <i>Galaxaura marginata</i>	21
Experimentos de laboratório: seleção de habitat e alteração cromática	24
Experimento de seleção de habitat	25
Experimento de alteração cromática	26
Caracterização biológica dos padrões de cor	28
Tamanho e composição sexual.....	28
Parâmetros reprodutivos e análises de fecundidade	29
Resultados	31
Distribuição espacial dos padrões de cor em <i>Sargassum</i> spp. e <i>Galaxaura marginata</i>	31
Experimentos de laboratório: seleção de habitat e alteração cromática	33
Experimento de seleção de habitat	33
Experimento de alteração cromática	34
Caracterização biológica dos padrões de cor	37
Tamanho e composição sexual.....	37
Parâmetros reprodutivos e análises de fecundidade	39
Anexo	42
Análise de morfometria geométrica.....	42
Resultados	45
Discussão.....	47
Distribuição espacial no campo, seleção de habitat e alteração cromática em <i>Hippolyte obliquimanus</i>	47

Tamanho, composição sexual, morfologia e parâmetros reprodutivos dos padrões de cor em <i>Hippolyte obliquimanus</i>	52
Referências bibliográficas	57

Introdução

A variabilidade morfológica intra-específica é um fenômeno bastante comum na natureza, ocorrendo em diversos grupos de vertebrados e invertebrados. Esta variabilidade nem sempre está associada ao genótipo do organismo, mas sempre se expressa em seu fenótipo (AGRAWAL, 2001), ocorrendo na coloração, na forma e tamanho de estruturas e ornamentações (GILBERT; STEMBERGER, 1984; REIMCHEN, 1979; TRUSSEL, 2000). É extremamente importante entender os fatores que promovem o polimorfismo intra-específico, pois tal variabilidade morfológica pode corresponder à formação de castas, refletir na segregação e adaptação de grupos a diferentes condições ambientais, além de poder originar novas espécies. Uma população é considerada polimórfica quando seus membros pertencem a diferentes categorias fenotípicas em relação a um ou mais caracteres. Estas categorias são nomeadas morfótipos ou fenótipos alternativos. Uma ampla gama de polimorfismos é observada na natureza, correspondendo a especializações reprodutivas, alimentares, e adaptações face à dispersão ou proteção contra predadores (WEST-EBERHARD, 2003).

Dentre as características que podem variar dentro de uma espécie, a coloração é uma das mais estudadas e fáceis de serem distinguidas em uma população (FORSMAN et al., 2008). A manutenção de um respectivo padrão de cor por uma espécie é determinada pelo balanço entre mostrar-se conspicuo para indivíduos da mesma espécie, característica importante no reconhecimento (MÄTHGER; SHASHAR; HANLON, 2009) e acasalamento (ENDLER; THÉRY, 1996; HOUDE, 1988) entre coespecíficos, e reduzir os riscos de predação, tornando-se pouco visíveis por meio de uma coloração críptica (REIMCHEN, 1989), ou expressando uma coloração aposemática, a qual intimida a ação dos predadores (MALLET; JORON, 1999). Muitas vezes, quando diferentes padrões cromáticos coexistem em uma população, uma pressão seletiva, capaz de favorecer algumas combinações de caracteres em detrimento de outras, pode agir, modificando várias características nesses grupos, como aspectos morfológicos, fisiológicos e comportamentais. Dessa forma, a maior adaptabilidade de um padrão de cor seria representada por uma combinação ideal de diferentes características evoluindo em conjunto (FORSMAN et al., 2008; LANDE; ARNOLD, 1983).

Em alguns casos, o polimorfismo de cor em uma espécie pode variar conforme o estágio de vida (BOOTH, 1990) e o sexo dos animais (JORMALAINEN; TUOMI, 1989), o que implica em possíveis variações comportamentais entre os indivíduos para a maximização

de processos reprodutivos e tróficos (BEINGESSER; COPP, 1985; JORMALAINEN; MERILAITA, 1995). O caranguejo *Cancer irroratus* apresenta uma variabilidade cromática somente em indivíduos juvenis, os quais vivem em um habitat bastante heterogêneo e estão sujeitos a um elevado risco de predação por pequenos peixes. Os animais adultos são monocromáticos e apresentam um menor risco de serem predados devido ao seu maior tamanho. Dessa forma, a manutenção de uma condição polimórfica nessa espécie é adaptativa somente durante uma etapa do ciclo de vida, onde contribui para aumentar as chances de sobrevivência desses animais (PALMA; STENECK, 2001). Já o caranguejo *Carcinus maenas* mostra dois morfótipos de cor durante a fase adulta, que se diferenciam quanto à duração de seu período de intermuda e representam possivelmente duas estratégias reprodutivas distintas. Os animais maiores possuem carapaças avermelhadas e mostram uma estratégia de vida relacionada a um maior investimento reprodutivo, evidenciado pelo maior período de intermuda. Já os caranguejos esverdeados são menores e investem mais em seu crescimento, mostrando períodos de intermuda menores (WOLF, 1998).

Uma série de trabalhos realizados com o isópode marinho *Idotea baltica* mostrou a existência de um dimorfismo sexual de cor nessa espécie, o qual está intimamente associado a diferenças no uso de habitat e no comportamento sexual entre machos e fêmeas. Os animais vivem em ambientes heterogêneos, dominados por macroalgas do gênero *Fucus*, e apresentam comportamentos distintos de seleção de microhabitats de acordo com o sexo. Dessa forma, a susceptibilidade dos padrões de cor aos predadores visuais difere entre os mesmos, o que contribui para a evolução do dimorfismo sexual de cor na espécie (JORMALAINEN; TUOMI, 1989; JORMALAINEN; MERILAITA, 1995). O trabalho realizado por Forsman e Appelqvist (1999) com o gafanhoto *Tetrix subulata* mostrou que o polimorfismo de cor nessa espécie não é um caráter neutro, mas que pode influenciar na sobrevivência desses animais. A associação da coloração com outras características biológicas, como tamanho corporal, comportamento, capacidade termorregulatória, fisiologia e parâmetros reprodutivos, difere entre os sexos. Machos e fêmeas apresentam combinações específicas entre esses traços, os quais são selecionados a fim de aumentar as chances de sobrevivência a um determinado ambiente.

A maioria das espécies de camarões carídeos possui um padrão básico de coloração, obtido através de pigmentos localizados diretamente sobre a cutícula, ou, normalmente, armazenados em unidades de cor, tradicionalmente chamadas de cromatóforos, distribuídos abaixo do exoesqueleto, na região da hipoderme. Um estudo realizado por Elofsson e Kauri (1971) mostrou que em duas espécies de carídeos, tais unidades de cor eram compostas por

mais de uma célula, propondo assim o termo “cromatossomo” para caracterizar tais estruturas. A maioria dos pigmentos armazenados nos cromatossomos pertence à classe dos carotenóides, sendo os mais comuns a astaxantina e a luteína. O primeiro produz colorações com tons de vermelho, enquanto que o segundo é responsável por produzir colorações com tonalidades de amarelo. As astaxantinas podem se conjugar quimicamente a proteínas, produzindo carotenoproteínas, capazes de gerar uma variedade de colorações como o marrom, laranja, verde, azul e violeta. Outros importantes pigmentos são os omocromos, que produzem tonalidades de preto, roxo e marrom; e as pterinas, as quais produzem uma coloração branca brilhante. Dessa forma, a formação de um padrão de cor é bastante complexa e depende de fatores como o tipo e densidade dos cromatossomos, sua posição relativa no corpo do animal, e a quantidade e o grau de dispersão dos pigmentos dentro de cada célula (BAUER, 1981). Outro fator que pode influenciar a coloração dos crustáceos é a ingestão de carotenóides presentes em certos recursos alimentares. Esses compostos são absorvidos e posteriormente utilizados para a síntese de diferentes tipos de pigmentos, expressos em regiões distintas do animal (MAEDA-MARTÍNEZ; OBREGÓN; DUMONT, 1995; TLUSTY; HYLAND, 2005).

Mesmo apresentando um padrão de cor, certos carídeos podem sofrer alteração cromática e obter camuflagem em resposta à variação ambiental. De acordo com Bauer (2004), há duas categorias de mudança de cor em Caridea: a primeira, conhecida como fisiológica, ocorre rapidamente (em minutos) através da dispersão ou agregação de pigmentos dentro dos cromatossomos. A segunda, conhecida como morfológica, é um processo mais gradual (ocorre em dias ou semanas), na qual se observa a alteração do tipo, número e arranjo dos cromatossomos no corpo, levando a uma alteração no padrão básico de coloração da espécie e consequentemente ao polimorfismo de cor. McNamara e Boyle (2009) propuseram dois novos termos para esses processos, uma vez que ambos apresentam uma base fisiológica. Sendo assim, a mudança de cor rápida seria chamada de “adaptação cromomotora”, enquanto a mudança de cor lenta, de “adaptação cromogênica”.

Chassard (1956) examinou o polimorfismo cromático em *Hippolyte varians* (Caridea, Hippolytidae), tendo diferenciado cinco morfótipos; três homogêneos (verde, vermelho e marrom) e dois heterogêneos (marrom e vermelho com duas listras longitudinais laterais). A autora encontrou uma alta concordância entre o padrão de coloração dos camarões e o das algas sobre as quais eles viviam, e verificou que os diferentes morfótipos podem perceber e escolher ativamente o substrato no qual eles menos se sobressaiam. Além disso, quando na presença de outro substrato, esses camarões podem sofrer alteração morfotípica, sugerindo que para essa espécie, o polimorfismo é induzido pelo ambiente.

Em outro hipolitídeo, *Heptacarpus sitchensis* (= *H. pictus*), a camuflagem é obtida através da chamada coloração disruptiva. Esses camarões apresentam linhas negras e círculos irregulares coloridos ao longo do corpo, de forma que o predador não consiga discernir com clareza a linha externa do corpo e, portanto, identificar a presa. Este tipo de coloração é comum em organismos que vivem sobre substrato com cores e sombras variadas, como ocorre em fundos marinhos de origem orgânica, com abundância de pedaços de corais, conchas e algas calcárias. Esta espécie possui cinco morfótipos; o verde, o retalhado, o manchado, o listrado e o transparente, incapazes de selecionar o substrato e não mostrando qualquer preferência pelo fundo com o qual mais se assemelham (BAUER, 1982). Este autor manteve os morfótipos em diferentes substratos durante semanas e não observou nenhuma mudança em seus padrões de coloração, o que sugere que o polimorfismo de cor em *H. sitchensis* seja determinado geneticamente.

A seleção natural atua, provavelmente, de forma diferente nos morfótipos de *H. varians* e *H. sitchensis*. No primeiro, a proporção entre os diferentes morfótipos dentro da população deve, teoricamente, variar de acordo com a frequência relativa de diferentes espécies de macroalgas no fundo, em função de sua cor e forma. Já em *H. sitchensis*, os padrões de coloração são uma característica inerente, e a frequência de cada morfótipo deve refletir a sobrevivência e sucesso reprodutivo relativos a cada um deles; condições que variam de modo dinâmico em função de diferentes fatores, como, por exemplo, a latência da formação de uma imagem de busca pelos predadores (BAUER, 1981; JORMALAINEN; MERILAITA; TUOMI, 1995). Não é conhecida a taxa de predação desses camarões em associação com fundos que propiciam ou não uma camuflagem adequada, mas para outros organismos sabe-se que um padrão mimético pode significar menores perdas por consumidores. Em dois artigos clássicos, Kettlewell (1955, 1956) demonstrou que na Inglaterra pós-revolução industrial, formas escurecidas da mariposa *Biston betularia* prevaleceram sob a forma clara, tornando-se relativamente menos conspícuas aos ataques de pássaros. No ambiente marinho, a maior parte dos estudos trata dos mecanismos de manutenção de polimorfismo cromático em gastrópodes, sendo que em sua maioria foi constatada uma taxa de predação maior sobre o morfótipo mais conspícuo (JOHANNESSEN; EKENDAHL, 2002; REIMCHEN, 1989). Não se sabe, porém, qual o custo adicional para a manutenção do morfótipo alternativo, adaptado às situações de maior risco.

De acordo com Lively (1986a), a diferença entre o polimorfismo determinado geneticamente e o polimorfismo induzido pelo ambiente é que o primeiro é incondicional e gera múltiplas estratégias de desenvolvimento, enquanto que o segundo é condicionado pela

pista ambiental e gera uma estratégia de desenvolvimento específica. Neste último caso, é necessário que ao adotar uma via de desenvolvimento alternativa a chance de acerto seja superior a 50% (LIVELY, 1986b) e que exista um custo adicional para as formas adaptadas à condição desfavorável (HOVERMAN; RELYEA, 2009). No estudo de Lively (1986a), é demonstrado que cracas mais resistentes à predação apresentam taxas de crescimento e fecundidade inferiores, cumprindo as premissas teóricas para que se mantenha a condição dimórfica. Muitas vezes, espécies que apresentam diferentes padrões de cor podem diferir em suas características morfológicas, as quais por sua vez, estão associadas a traços comportamentais, ecológicos ou fisiológicos distintos. Dessa forma, estratégias ecológicas e reprodutivas com diferente custo / benefício serão selecionadas para cada padrão de cor (CALSBEEK; HASSELQUIST; CLOBERT, 2010; HOVERMAN; AULD; RELYEA, 2005).

No ambiente marinho, regiões vegetadas apresentam maior abundância e densidade de peixes e decápodes, quando comparadas com regiões não-vegetadas (HECK et al., 1989). Isso ocorre devido à presença de macroalgas e/ou gramíneas marinhas, que alteram diversos parâmetros locais, como predação, competição, escolha de habitat e distribuição dos recursos tróficos (LILLEBØ et al., 1999; ORTH; HECK; VAN MONTFRANS, 1984). A escolha de um habitat por determinada espécie depende tanto de fatores físicos como químicos. Indivíduos recrutas da lagosta *Panulirus interruptus* habitam diferentes macroalgas e são capazes de selecioná-las, diferenciando seus respectivos odores e arquiteturas (DE LARA et al., 2005). Johns e Mann (1987) realizaram experimentos de escolha de habitat com juvenis da lagosta *Homarus americanus* e observaram que a preferência por determinado habitat se dá tanto por possíveis pistas químicas, liberadas pelas macroalgas às quais os animais estão associados, respostas tigmotáticas e contrárias a luz, além da presença de abrigos, nos quais os juvenis se protegem do forte hidrodinamismo. Outro fator importante no processo de escolha de habitat é a presença de indivíduos co-específicos e heteroespecíficos, que utilizam pistas químicas semelhantes entre si, e são capazes de gerar informações químicas relativas à distribuição dos recursos, características locais do habitat e até mesmo sua localização com relação a outros componentes ali presentes (WEBSTER; WARD; HART, 2008).

Ao longo da costa sudeste do Brasil, o sublitoral raso consolidado é colonizado frequentemente por várias espécies de macroalgas, destacando-se as do gênero *Sargassum* (ESTON; BUSSAB, 1990; PAULA; ESTON, 1987), às quais está associada uma rica comunidade de invertebrados e peixes (MONTOUCHET, 1979; ORNELLAS; COUTINHO, 1998; TANAKA; LEITE, 2003; WAKABARA; TARARAM; TAKEDA, 1983). Vários destes organismos fazem uso de seu hábito críptico para minimizar o impacto da predação.

Por exemplo, Hacker e Madin (1991) mostraram que camarões hipolitídeos podem mimetizar vesículas e frondes, tendendo a selecionar esses microhabitats quando oferecida a escolha em cativeiro. O camarão *Tozeuma carolinense*, por sua vez, se utiliza de comportamentos específicos e de sua coloração críptica para reduzir as taxas de predação por peixes em ambientes de gramíneas marinhas (MAIN, 1987).

A espécie *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 é essencialmente bentônica, de águas rasas, que vive geralmente no baixo entre-marés, ou sublitoral raso, em agregados de alta densidade. Por essa razão, são considerados membros importantes da fauna de águas costeiras tropicais, especialmente em bancos de algas, funcionando como um nível trófico intermediário, assim como a maioria dos decápodes associados a esse substrato biogênico (DUBIASKI-SILVA; MASUNARI, 2008). Sua distribuição é ampla no Atlântico Oeste, com registros descontínuos da Carolina do Norte, EUA, até o norte do Estado de São Paulo, Brasil (D'UDEKEM D'ACÓZ, 1997). Trata-se de uma espécie gonocórica (TEROSSI; GRECO; MANTELATTO, 2008), que apresenta uma reprodução contínua após atingir a maturidade sexual (BAUER, 1989) e produz ovos grandes em relação às demais espécies do gênero (MANTELATTO; MARTINELLI; GARCIA, 1999). Os machos são menores do que as fêmeas, sugerindo a utilização do sistema de acasalamento por busca simples (BAUER, 2004), na qual os machos não investem tempo e energia na guarda da fêmea.

A ecologia trófica de *H. obliquimanus* ainda é desconhecida, entretanto, baseando-se em outras espécies do gênero (*Hippolyte caradina*, HOWARD, 1984; *Hippolyte zostericola*, ZUPO e NELSON, 1999), acredita-se ser uma espécie onívora e politrófica, que se alimenta principalmente de algas epífitas, associadas ao substrato principal onde vivem, além de detritos, animais ou vegetais, acumulados na superfície das macroalgas, e pequenos invertebrados, como briozoários e esponjas. Apesar de existir uma elevada variabilidade morfológica e cromática entre os camarões hipolitídeos encontrados em associação a *Sargassum* spp. na costa do Estado de São Paulo, todos pertencem a *H. obliquimanus* (D'UDEKEM D'ACÓZ, comunicação pessoal) e, portanto, as populações devem ser consideradas polimórficas. Terossi e Mantelatto (2010) diferenciaram três morfótipos distintos nessa espécie de acordo com a coloração e a presença de cerdas plumosas ao longo do corpo. Os animais foram sujeitos a análises moleculares, as quais confirmaram que esses morfótipos pertencem à mesma espécie.

O presente trabalho teve como atividade prévia determinar em quais espécies de macroalgas poderiam ser encontrados exemplares de *H. obliquimanus* e assim caracterizar mais adequadamente a ocorrência dos morfótipos de cor. Foram coletadas cinco espécies de

algas dominantes na região de São Sebastião, SP, (23°49'40''S, 45°25'04''O) constituídas por colorações e arquiteturas distintas: as algas pardas *Sargassum* spp. C. Agardh, 1820 e *Dictyota* sp. J. V. Lamouroux, 1809; as algas vermelhas *Galaxaura marginata* (Ellis & Solander) J. V. Lamouroux, 1816 e *Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevisan de Saint-Léon, 1845 e a alga verde *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh, 1873. Dentre essas, foram encontrados indivíduos de *H. obliquimanus* somente nas algas pardas e em *G. marginata*, os quais puderam ser classificados em dois grupos distintos. Animais homogêneos, caracterizados pelas colorações marrom-esverdeada (M-E), rosa (R) ou preta (P), e animais disruptivos (D), caracterizados por indivíduos transparentes com uma listra longitudinal no abdômen ou bandas circulares ao longo do corpo.

Objetivos

Uma vez caracterizados os morfótipos de cor em *H. obliquimanus*, o presente trabalho teve como principal objetivo avaliar os possíveis mecanismos reguladores da condição polimórfica nessa espécie. Para isso, três objetivos específicos foram determinados:

- 1) Quantificar a distribuição dos diferentes padrões de cor observados em *H. obliquimanus* entre as duas espécies de macroalgas mais abundantes na região de estudo: a alga marrom, *Sargassum* spp. e a alga vermelha, *Galaxaura marginata*.

A hipótese a ser testada nessa etapa é a de que os padrões de cor serão mais abundantes em substratos de coloração similar a sua, tornando os camarões mais crípticos. Dessa forma, a distribuição diferencial dos morfótipos entre as algas possivelmente reduziria o risco de predação por consumidores visuais.

- 2) Testar em laboratório se os padrões de distribuição dos morfótipos de cor observados em campo são resultado de processos de seleção de habitat ou de uma possível alteração cromática entre os padrões de cor, induzida pela ação dos cromatossomos ou pelo efeito da dieta dos animais.

Três hipóteses foram testadas: (i) os camarões selecionam a alga com coloração correspondente à sua, sem que ocorra mudança de cor. Nesse caso, os padrões de cor são possivelmente determinados geneticamente; (ii) os padrões de cor são características plásticas, e os camarões podem modificar a sua coloração de acordo com o substrato, seja por meio de adaptação cromogênica (alteração no tipo, número e arranjo dos cromatossomos no corpo), pela ingestão de pigmentos pela dieta, ou por outros processos de curto prazo; (iii) os dois processos descritos anteriormente podem agir de forma integrada e explicar a distribuição dos padrões de cor às macroalgas na natureza.

- 3) Caracterizar cada um dos padrões de cor de acordo com o seu tamanho, razão sexual e parâmetros reprodutivos.

A hipótese a ser testada é a de que esses parâmetros serão diferentes entre os morfótipos, de tal modo que a manutenção de um padrão de cor críptico envolve custos adicionais na manutenção do polimorfismo na espécie.

Material e métodos

Distribuição espacial dos padrões de cor de *Hippolyte obliquimanus* em *Sargassum* spp. e *Galaxaura marginata*

A distribuição dos padrões cromáticos de *H. obliquimanus* foi verificada nos dois principais agrupamentos de macroalgas encontrados na região de estudo: a alga marrom *Sargassum* spp. e a alga vermelha *Galaxaura marginata*. As coletas foram realizadas entre os meses de fevereiro e março de 2010, em costões rochosos de três praias localizadas no município de São Sebastião, SP, distanciadas por no máximo 5 km, sendo essas: Praia de Barequeçaba, Praia do Zimbro e Praia Grande (Figura 1). Tal metodologia foi aplicada dessa forma para promover uma consistência espacial aos dados, a fim de mostrar um padrão geral para a região de estudo na associação dos diferentes grupos às respectivas macroalgas.

As algas foram coletadas em profundidades de no máximo 1 m, por mergulhadores equipados com máscara e *snorkel*, retirando-se delicadamente toda a estrutura da mesma, e rapidamente armazenando-a em um saco-rede de malha de 250 µm, a fim de assegurar a captura da fauna vágil. Os sacos foram imediatamente levados a um barco de apoio que continha caixas plásticas com água do mar, onde, individualmente, cada amostra foi depositada. Esse procedimento foi desenvolvido pelo fato dos animais serem muito sensíveis a altas temperaturas e perderem rapidamente a coloração após a morte, o que impediria o prosseguimento das análises e experimentos.

Após a coleta, as caixas contendo as algas foram levadas rapidamente às dependências do Centro de Biologia Marinha (CEBIMar – USP) e mantidas em água do mar corrente, evitando a mortalidade dos camarões. Cada amostra foi processada agitando as algas na própria água da caixa para o desprendimento da fauna vágil. Os camarões foram capturados por uma rede de aquário e imediatamente levados a uma bandeja também abastecida de água do mar corrente. As algas já processadas foram agitadas novamente a fim de garantir que todos os camarões se soltassem. Nem todos os animais eram facilmente encontrados, por isso, após retirar toda a massa de algas da caixa de plástico, seu conteúdo foi passado por uma peneira de 500 µm e analisado posteriormente para a obtenção dos camarões. Após a triagem total do material, as algas foram congeladas e etiquetadas, informando a espécie e a réplica a

que se referiam para posterior pesagem e determinação do volume. Para cada amostra, os animais foram separados conforme o padrão de coloração, contados e conservados em álcool 70% para futuras análises.

Figura 1 – Mapa da região de estudo mostrando a localização dos pontos de coleta. O painel inferior representa uma ampliação da área demarcada com um retângulo no painel superior. B: Praia de Barequeçaba; Z: Praia do Zimbro; PG: Praia Grande; CEBIMar: Centro de Biologia Marinha/ Universidade de São Paulo.

As algas foram descongeladas e tiveram o excesso de água removido utilizando um secador de saladas. Posteriormente, estas foram pesadas em uma balança analítica ($\pm 0,1g$) e seu volume foi determinado por deslocamento de água em uma proveta de 2 L graduada em

intervalos de 20 ml. A razão entre o volume e o peso de cada espécie de alga foi utilizada como uma estimativa indireta da complexidade ambiental de cada substrato. Dessa forma, valores maiores dessa razão indicam possivelmente uma maior quantidade de espaços entre os ramos das algas.

A densidade dos diferentes grupos em cada amostra foi calculada como o número de indivíduos por quilo ou litro de fital. Todos os padrões de cor foram observados tanto em *Sargassum* spp. quanto em *G. marginata*. Para verificar a possível dependência entre as densidades de cada um dos grupos dentro de cada espécie de alga, foram realizadas análises de correlação de Pearson para dados que seguiam uma distribuição normal, ou de Spearman, caso essa condição não fosse verificada. Foi utilizado o teste de Kolmogorov-Smirnov para testar a normalidade nesses conjuntos de dados. Essas análises foram realizadas com a ajuda do *software* R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2009), utilizando 5% como valor de significância estatística. Uma vez que a densidade de camarões de coloração homogênea, marrom-esverdeada, estava positivamente correlacionada com a densidade de indivíduos disruptivos, tanto em *Sargassum* spp. ($r^2 = 0,353$; $p < 0,05$), como em *G. marginata* ($r^2 = 0,298$; $p < 0,05$) (Figura 2), foi necessário calcular densidades de cada padrão de cor em amostras independentes. Um sorteio foi realizado a fim de especificar qual padrão de cor deveria ser contado em cada uma das 32 amostras coletadas, obtendo-se assim quatro réplicas independentes para cada combinação padrão de cor / alga.

A razão entre volume / peso e as densidades totais dos camarões, incluindo todos os padrões de coloração, foram comparadas entre as duas espécies de alga através de testes *t*, corrigidos para variâncias heterogêneas. Tais análises são importantes para, primeiramente, caracterizar os substratos quanto a sua complexidade estrutural, e também entender melhor o padrão geral de distribuição desses animais nos substratos biogênicos considerados.

Para entender a distribuição de cada padrão de cor em relação às espécies de alga, foi realizada uma análise de variância (ANOVA) fatorial, onde se utilizou como variável dependente as densidades de cada um dos grupos, e como fatores “alga”, com dois níveis (*Sargassum* spp. e *Galaxaura marginata*), e “padrão de cor”, com quatro níveis, referentes aos grupos cromáticos determinados. Os dados foram previamente logaritmizados [$\ln(x+1)$] para atender aos pressupostos de normalidade e de homogeneidade de variâncias, os quais foram verificados pelos teste de Kolmogorov-Smirnov e pelo teste de Cochran, respectivamente. As comparações entre os valores dos níveis dos fatores significativos foram realizadas pelo teste *a posteriori* de Student Newman-Keuls (SNK). As análises foram realizadas através dos programas WinGMAV5 (EICC, UNIVERSITY OF SYDNEY,

AUSTRALIA) e R, adotando como nível de significância estatística o valor de 5%. Além disso, como a densidade dos camarões foi expressa em unidades de peso e volume, as análises estatísticas foram realizadas nas duas condições, a fim de verificar qual expressa melhor a distribuição dos animais no fital.

Figura 2 - Correlação entre as densidades dos padrões cromáticos marrom-esverdeado e disruptivo de *H. obliquimanus* nas amostras de *Sargassum* spp. (círculos cheios) e *G. marginata* (círculos vazios), coletadas na região de estudo. A existência dessa correlação levou a utilização de amostras independentes para cada padrão de cor.

Experimentos de laboratório: seleção de habitat e alteração cromática

Os animais utilizados nos experimentos foram coletados nas adjacências do Centro de Biologia Marinha (Figura 1), conforme descrito anteriormente, de janeiro a março de 2011. Antes de serem utilizados nos experimentos, os camarões foram aclimatados em laboratório

por no mínimo três dias, em temperatura ambiente e água do mar corrente e filtrada. Durante os experimentos, a temperatura da água foi monitorada por registradores contínuos de temperatura acondicionados nos aquários.

Experimento de seleção de habitat

O experimento foi realizado somente com os morfótipos de cor homogêneos (M-E e R), pois estes foram os mais abundantes nas amostras coletadas. Inicialmente, 15 camarões de cada morfótipo homogêneo foram colocados em aquários retangulares de 10 x 20 x 30 cm, contendo apenas uma espécie de alga (*Sargassum* spp. ou *G. marginata*), a fim de estimar a taxa de ocupação dos habitats. Esse teste prévio foi necessário porque testes de seleção de habitat em laboratório podem ser afetados por diferenças de disponibilidade dos recursos em teste no campo (UNDERWOOD; CHAPMAN; CROWE, 2004; UNDERWOOD; CLARKE, 2005). Independentemente de sua coloração, raramente foram observados indivíduos nadando livremente na coluna d'água. Os camarões prontamente se associavam ao fital, restringindo seus movimentos às frondes das algas, o que evidencia a sua condição de animal bentônico e epifítico. Assim, não foi necessário corrigir os experimentos de escolha de habitat, pois nenhum morfótipo apresentou uma preferência específica por determinada alga na presença de apenas uma das espécies.

O experimento seguiu os procedimentos padrão de testes de múltipla escolha (BERTNESS, 1980; HACKER; STENECK, 1990; POORE; STEINBERG, 1999). Foram utilizados os aquários referidos acima, preenchidos com volumes iguais (20 mL) das algas *Sargassum* spp. e *G. marginata*, ancoradas a pequenas pedras em diferentes esquinas, determinadas aleatoriamente para cada aquário. Em cada unidade experimental, foram colocados 15 indivíduos de um mesmo padrão de cor. Após três dias, as algas foram removidas cuidadosamente em sacos-rede e a frequência dos animais vivos em cada substrato foi contabilizada. Em cada aquário, a escolha por um determinado substrato influencia a frequência nos demais, pelo que somente foi possível aproveitar as contagens para um determinado substrato em cada aquário. Dessa maneira, para obter seis replicados foi necessário preparar 12 aquários para cada morfótipo de cor. As frequências obtidas foram submetidas aos testes de Kolmogorov-Smirnov e Cochran para testar os pressupostos de normalidade e homogeneidade de variâncias, respectivamente. Posteriormente, as frequências

entre as algas foram comparadas usando uma ANOVA de uma via, realizada separadamente para cada um dos padrões de cor.

Experimento de alteração cromática

Antes de realizar o experimento de alteração cromática, a coloração dos morfótipos de cor M-E e R foi quantificada. Quinze indivíduos de cada padrão de cor foram congelados e fotografados em uma câmera Nikon Coolpix P5000, acoplada a um estereomicroscópio, com aumento de 10x. Observações prévias mostraram que a coloração dos camarões não variava após o congelamento imediato dos animais. A iluminação do sistema foi provida por uma fonte de luz branca constante de temperatura de 3200K, posicionada sempre em paralelo ao objeto a ser fotografado. Todas as imagens foram padronizadas quanto aos valores de preto e branco por meio de fotografias controle utilizando o *software* Adobe Photoshop CS5. Utilizando o mesmo *software*, um transecto no sentido da órbita ocular ao terceiro somito abdominal foi traçado em cada fotografia, onde foram marcados seis pontos aleatórios nos quais foram obtidos valores de RGB (canais de cor vermelho, verde e azul) e de HSB (*hue* – matiz, *saturation* – saturação e *brightness* – brilho).

Segundo o modelo RGB, uma cor pode ser descrita pela quantidade de tons de vermelho, verde e azul que contém. O modelo utilizado pelo *software* utiliza uma escala de 0 (completamente escuro) a 255 *pixels* (completamente intenso). Por exemplo, valores mínimos nos três canais caracterizam a coloração preta (0, 0, 0). Da mesma forma, um vermelho intenso pode ser representado por um valor máximo no canal vermelho e mínimo nos outros dois (255, 0, 0). Já o sistema HSB representa uma cor através de valores de matiz, representados por ângulos em um cilindro tri-dimensional, onde o vermelho puro, por exemplo, pode ser representado por um valor de 0 ou 360°, e as cores adicionais como uma gradação nesse sistema. Os valores de saturação e brilho são expressos em porcentagem e complementam as dimensões do cilindro de cor. A saturação de uma cor representa o grau de mesclagem do matiz com a cor branca, ou seja, quanto maior o valor de saturação de uma cor, maior o seu grau de pureza. O brilho, por sua vez, mostra a quantidade de luz que está associada à cor, variando também entre 0 (menos luz) e 100%.

Fundamentado no sistema descrito anteriormente, cada indivíduo foi representado pela média dos seis parâmetros medidos no transecto. Como o “matiz” é representado por valores angulares, foram aplicados procedimentos para dados circulares, como descritos em Zar

(1999). Posteriormente, os parâmetros de canal vermelho, verde e azul, bem como os valores de saturação e brilho, foram comparados entre os padrões de cor M-E e R por testes *t*. Por sua vez, os valores de matiz foram comparados entre os morfótipos de cor pelo teste de Watson-Williams, exclusivo para dados circulares (ZAR, 1999).

Uma vez quantificada a coloração *default* dos padrões de cor, pôde-se realizar o experimento de alteração cromática. Para isso, foram utilizadas unidades de mesmo volume (20 mL) de alga natural (*Sargassum* spp. e *G. marginata*), que apresentam coloração e composição química distintas, e algas artificiais, confeccionadas com fitas plásticas, imitando a coloração das algas naturais. Tal procedimento foi realizado para esclarecer se a possível alteração de cor entre os morfótipos ocorre simplesmente por uma mudança visando imitar a coloração do ambiente, ou se é influenciada pela ingestão de pigmentos presentes na dieta dos camarões. Os experimentos foram realizados separadamente para os padrões de cor marrom-esverdeado e rosa. Os mesmos aquários utilizados no experimento de seleção de habitat foram empregados nesse experimento, com 15 indivíduos do padrão de cor marrom-esverdeado e 10 do padrão rosa, contendo um dos quatro tipos de habitat em cada aquário. O menor número de indivíduos do morfótipo R utilizado no experimento se deve à maior dificuldade de encontrá-los em campo. Assim, foram montadas duas réplicas, no experimento com o morfótipo R, ou quatro réplicas, no experimento com o morfótipo M-E, para cada combinação morfótipo vs. substrato. Os aquários foram posicionados aleatoriamente no espaço físico para evitar problemas de enviesamento, causados por fatores não controlados no experimento. Os animais foram mantidos sob temperatura ambiente, em água do mar corrente e aeração constante, durante cinco dias. Os indivíduos mantidos em habitat artificial foram alimentados diariamente com ração peletizada para camarões, enquanto que os em condições naturais, alimentaram-se do próprio substrato ao qual se associaram.

Após o fim do experimento, foram selecionados aleatoriamente de 14 a 15 indivíduos em cada tratamento, dependendo do morfótipo utilizado. Os animais foram então imediatamente congelados e posteriormente fotografados para a aquisição de dados dos canais de RGB e de HSB, como realizado no pré-experimento. Os valores médios de matiz e saturação obtidos para cada indivíduo foram normalizados pela subtração de tais valores pelo valor médio *default* do respectivo morfótipo, obtendo assim valores de anomalia de matiz e de anomalia de saturação. Tais parâmetros foram os escolhidos por serem capazes de mostrar o grau de variabilidade que realmente importava para explicar as diferenças de cor entre os tratamentos. Os valores de anomalia de matiz e saturação de cada padrão de cor foram então usados separadamente em uma ANOVA de duas vias, com os fatores “cor do substrato”,

representado pelos níveis ‘vermelho’ e ‘marrom’, e “tratamento”, representado pelos níveis ‘habitat natural’ e ‘habitat artificial’, sendo fixos e ortogonais. Os dados de anomalia de matiz para o morfótipo de cor M-E foram previamente transformados $[\ln(x+23,16)]$ para atender aos pressupostos de homogeneidade de variâncias.

Caracterização biológica dos padrões de cor

Todos os animais coletados nas amostras provenientes do estudo de distribuição espacial foram mensurados em laboratório sob estereomicroscópio com ocular micrométrica, onde foram medidos o comprimento da carapaça (*CC* - distância entre a base do rostro e a margem posterior da carapaça) e o comprimento total (*CT* - distância entre a base do rostro e a margem posterior do terceiro somito abdominal). O sexo dos camarões foi determinado após remoção do segundo pleópodo e verificação do *appendix masculina*, estrutura encontrada somente em machos (D’UDECKEM D’ACÓZ, 1997). O sexo dos animais não pôde ser determinado quando a estrutura reprodutiva presente no segundo pléopodo não estava completamente desenvolvida. Nesse caso, os camarões foram classificados como indivíduos de sexo indeterminado.

As fêmeas ovígeras tiveram sua massa de ovos removida para determinar o seu número, estágio de desenvolvimento e volume. Os ovos foram classificados quanto a seu estágio de desenvolvimento em inicial e final, de acordo com a ausência ou presença de olhos nos embriões, respectivamente. Para cada fêmea ovígera, portando ovos em estágio inicial de desenvolvimento, cinco ovos tiveram seu volume determinado de acordo com a fórmula:

$$VO = \frac{4}{3} \times \pi \times a \times b^2 \quad (1)$$

onde, *VO* corresponde ao volume do ovo estimado, e *a* e *b* aos diâmetros maior e menor do ovo, respectivamente. Dessa forma, a média dos volumes dos cinco ovos foi utilizada para estimar posteriormente o volume da desova de cada fêmea.

Tamanho e composição sexual

O tamanho da carapaça dos animais homogêneos (M-E e R) e disruptivos foi comparado através do teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, a fim de observar possíveis variações de tamanho associados às variações cromáticas. As comparações foram realizadas

separadamente em machos e fêmeas, uma vez que já se conhece para a espécie um dimorfismo sexual de tamanho, caracterizado por fêmeas maiores que machos (TEROSS; GRECO; MANTELATTO, 2008).

Modelos log-lineares de frequências (BISHOP; FIENBERG; HOLLAND, 1975; SOKAL; ROHLF, 1995) foram utilizados para verificar (i) a importância do fator “sexo” (machos, fêmeas e indivíduos não-sexáveis) na proporção de indivíduos de coloração homogênea e disruptiva na população e (ii) a importância do fator “alga” na distribuição das diferentes categorias sexuais nos diferentes habitats. As interações duplas significativas foram analisadas posteriormente em tabelas de contingência por testes de qui-quadrado, sendo aplicada a correção de Bonferroni em comparações múltiplas.

Parâmetros reprodutivos e análises de fecundidade

Os parâmetros caracterizados compreenderam diversos aspectos da biologia reprodutiva das fêmeas ovígeras de *H. obliquimanus*. O tamanho da carapaça, o volume da desova e a proporção de fêmeas ovígeras na população foram comparados entre os padrões cromáticos homogêneos (M-E e R) e disruptivos. O comprimento da carapaça das fêmeas ovígeras foi analisado pelo teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis, por não apresentar uma distribuição normal. A menor fêmea ovígera coletada tinha um tamanho de carapaça de 1,1 mm, e a marca de classe de tamanho a acumular 5% das fêmeas ovígeras (1,9 mm) foi utilizada como marco para categorizar as fêmeas adultas. Assim, a proporção de fêmeas ovígeras foi calculada através da razão entre o número de fêmeas ovígeras e o total de fêmeas adultas na população. Tais proporções foram posteriormente comparadas entre os morfótipos de cor e entre as algas, *Sargassum spp.* e *G. marginata* por comparações múltiplas de proporções (ZAR, 1999).

O volume da desova de fêmeas portando ovos em estágio inicial foi calculado através da fórmula:

$$VD = \frac{VO \times NO}{CC^b} \quad (2)$$

onde, *VD* representa o volume da desova estimado para cada fêmea; *NO*, o número de ovos presentes no abdômen; *CC*, o comprimento da carapaça, e *b* a constante alométrica obtida através da relação “tamanho x fecundidade” de todas as fêmeas ovígeras amostradas. O

volume da desova foi então comparado entre os padrões de cor através de uma ANOVA de uma via.

Análises de fecundidade foram realizadas para testar se as relações alométricas entre tamanho e fecundidade diferem entre os diferentes padrões de cor. Primeiramente, uma reta de regressão foi ajustada para a relação entre tamanho da carapaça e número de ovos de todas as fêmeas ovígeras coletadas. O valor de inclinação obtido (b), denominado constante alométrica, foi submetido a um teste t para verificar se diferia significativamente da condição isométrica ($b = 3$).

Dentro de cada morfótipo de cor foi testada a existência de diferenças na relação alométrica entre tamanho e fecundidade entre fêmeas portando ovos em estágio inicial (fecundidade potencial) e final de desenvolvimento (fecundidade realizada), o que permitiu testar se a taxa de perda de ovos varia entre animais de diferentes padrões de cor. As variáveis CC e NO foram previamente logaritmizadas para tornar a relação linear e submetidas a uma análise de covariância (ANCOVA), onde as inclinações e as elevações das retas de regressão ajustadas foram comparadas entre fêmeas com ovos em diferentes estágios de desenvolvimento (SOMERS, 1991). Posteriormente, os mesmos parâmetros foram comparados novamente por uma ANCOVA entre os padrões de cor homogêneo (M-E e R) e disruptivo, utilizando todas as fêmeas ovígeras, caso os morfótipos de cor não mostrassem diferenças entre fecundidade potencial e realizada, ou, caso contrário, somente utilizando as fêmeas portando ovos em estágio inicial.

Todas as análises numéricas e estatísticas foram realizadas pelo programa Statistica 9, adotando como nível de significância o valor de 5%, e precedidas sempre pelos testes de Kolmogorov-Smirnov e Cochran para testar a normalidade dos dados e a homogeneidade das variâncias.

Resultados

Distribuição espacial dos padrões de cor em *Sargassum* spp. e *Galaxaura marginata*

A razão volume / peso foi maior em *Sargassum* spp. ($0,92 \pm 0,09 \text{ L.kg}^{-1}$) que em *G. marginata* ($0,88 \pm 0,05 \text{ L.kg}^{-1}$), indicando que, quantidades iguais das duas algas, deslocam volumes diferentes de água ($t = 3,09$; $p < 0,01$). Assim, provavelmente, a arquitetura de *Sargassum* spp. gera maiores espaços entre os seus ramos quando comparada a de *G. marginata*, aumentando dessa forma a sua complexidade estrutural.

Maiores densidades de camarões, expressas em indivíduos por quilograma de fital, foram observadas em *Sargassum* spp. do que em *G. marginata* ($t = 2,50$; $p < 0,05$), independente da coloração dos animais (Figura 3). Além disso, a distribuição dos padrões cromáticos de *H. obliquimanus*, expressos tanto em unidades de peso (ind.kg^{-1} de alga), quanto de volume (ind.L^{-1} de alga), ocorre de forma diferenciada entre as espécies de algas a que esses estão associados (Tabela I). Todos os padrões foram encontrados em ambas as algas, entretanto com valores de densidade bastante diferentes. Os morfótipos de cor rosa e preto, por exemplo, apareceram em pequenas densidades em *Sargassum* spp., não sendo encontrados em grande parte das 16 amostras coletadas. Assim, quando se realizou o sorteio para a obtenção de quatro replicados para cada combinação alga/padrão, tais grupos foram representados por valores nulos de densidade.

A distribuição dos camarões nas algas amostradas variou de acordo com o seu respectivo padrão de cor, como mostrado pelo valor significativo da interação ‘alga’ x ‘padrão de cor’ no modelo de ANOVA utilizado. Os animais de coloração homogênea apresentaram segregação entre as duas espécies de alga, sendo os animais do morfótipo de cor marrom-esverdeado mais abundantes em *Sargassum* spp., e os dos morfótipos rosa e preto em *G. marginata*. Contrariamente, os animais de padrão disruptivo distribuíram-se igualmente entre as duas algas (Figura 3).

Tabela I – Resultados da análise de variância realizada para testar o efeito da espécie de alga e do padrão de cor nas densidades (expressas em ind.kg⁻¹ de fital) de *H. obliquimanus* coletados em diferentes praias de São Sebastião, SP. As densidades foram previamente transformadas [ln (x+1)] para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade de variâncias. *C* indica o valor da estatística de Cochran. *** *p* < 0,001; *NS*: não-significativo.

Fonte de variação	<i>gl</i>	Densidade (ind.kg ⁻¹)			Densidade (ind.L ⁻¹)		
		<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>QM</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Alga (A)	1	8,807	17,209	***	9,894	18,800	***
Padrão de cor (P)	3	11,668	22,799	***	12,239	23,256	***
A x P	3	11,965	23,380	***	12,307	23,385	***
Erro	24	0,512			0,526		

Dados transformados [ln (x+1)]

C = 0,367; *NS* *C* = 0,391; *NS*

Figura 3 - Densidades totais e dos quatro padrões de cor observados em *H. obliquimanus* coletados nas espécies de alga *Sargassum* spp. e *G. marginata* em São Sebastião, SP. As barras representam os respectivos erros-padrão. M-E = marrom-esverdeado; D = disruptivo; R = rosa; P = preto. * *p* < 0,05; ****p* < 0,001; *NS*: não-significativo.

Experimentos de laboratório: seleção de habitat e alteração cromática

Experimento de seleção de habitat

A temperatura da água durante o experimento não foi controlada, porém manteve-se praticamente constante em 25° C. Da mesma forma, a mortalidade de camarões em cada tratamento também foi constante, com uma média de três animais mortos em cada replicado.

Os resultados da ANOVA mostraram que camarões de padrão homogêneo, com coloração marrom-esverdeada e rosa, apresentam um padrão de preferência distinto às algas oferecidas. Quando disponibilizados ao mesmo tempo volumes iguais das duas algas, animais marrom-esverdeados preferem se associar a *Sargassum* spp., ao invés de *G. marginata* ($F = 10,25$; $p < 0,01$), diferentemente de animais de coloração rosa, os quais não mostram qualquer preferência entre os habitats ($F = 2,52$; $p > 0,05$) (Figura 4).

Figura 4 - Proporção média de camarões dos padrões de cor marrom-esverdeado (M-E) e rosa (R) observados em *Sargassum* spp. e *G. marginata*, quando oferecidas simultaneamente em laboratório. As barras representam os respectivos erros-padrão. ** $p < 0,01$; NS: não-significativo.

Experimento de alteração cromática

Os valores médios dos parâmetros de RGB e HSB *default* para os morfótipos de cor marrom-esverdeado e rosa estão listados na Tabela II. Quase todos os parâmetros medidos foram diferentes entre os dois grupos, exceto os valores de Canal Vermelho e de Brilho. A maior variabilidade cromática entre os camarões foi expressa por meio de valores de Matiz e de Saturação, suficientes para quantificar a coloração dos animais e utilizados como variável resposta no experimento de alteração cromática.

Os resultados da ANOVA para “anomalia de matiz”, ou seja, para a diferença entre os valores de matiz obtidos no experimento com relação aos de *default*, mostraram que a interação entre os fatores “cor do substrato” e “tratamento” foi significativa para ambos os morfótipos de cor. Já para os valores de “anomalia de saturação”, apenas o fator “tratamento” foi significativo para os dois grupos (Tabela III).

Tabela II – Sumário dos parâmetros de cor medidos nos camarões dos morfótipos marrom-esverdeado (M-E) e rosa (R) antes da realização do experimento de alteração cromática. Os valores médios obtidos para cada padrão de cor, o teste estatístico utilizado para compará-los e os valores associados de probabilidade de erro do tipo I (p) são mostrados. Os valores de p em negrito mostram diferenças significativas.

	M-E	R	Teste	p
Canal Vermelho (pixel)	229,92	221,64	Teste-t	> 0,05
Canal Verde (pixel)	181,00	155,88	Teste-t	< 0,05
Canal Azul (pixel)	123,58	150,49	Teste-t	< 0,05
Matiz (graus)	32,47	7,24	Watson-Williams	< 0,01
Saturação (%)	46,64	33,74	Teste-t	< 0,01
Brilho (%)	89,53	87,34	Teste-t	> 0,05

Tabela III – Resultados da ANOVA aplicada para testar o efeito do tipo (artificial ou natural) e cor do substrato (marrom ou vermelho) nos valores de anomalia de matiz e anomalia de saturação de *H. obliquimanus* dos padrões de cor marrom-esverdeado e rosa, mantidos em cativeiro por cinco dias. Os valores de anomalia de matiz para camarões marrom-esverdeados foram previamente transformados $[\ln(x+23,6)]$ para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade de variâncias. *C* indica o valor da estatística de Cochran. * $p < 0,05$ e ** $p < 0,01$; NS: não-significativo.

		Marrom-esverdeado					Rosa				
		Matiz		Saturação		<i>gl</i>	Matiz		Saturação		
<i>Fonte de variação</i>	<i>gl</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	
Cor (C)	1	7,50	**	2,33	0,133	1	42,3	**	0,35	0,56	
Tratamento (T)	1	1,00	0,312	140,5	**	1	15,5	**	4,64	*	
C x T	1	19,70	**	6,53	*	1	71,3	**	1,49	0,23	
Erro	56					52					
		Dados transf. [ln(x+23,6)]									
		<i>C</i> = 0,412; NS		<i>C</i> = 0,393; NS			<i>C</i> = 0,440; NS		<i>C</i> = 0,275; NS		

A Figura 5 mostra que não houve uma mudança de cor significativa em animais mantidos em substrato artificial de qualquer coloração, diferentemente do que aconteceu com aqueles confinados em substrato natural. Camarões inicialmente marrom-esverdeados mantidos em *G. marginata*, de coloração avermelhada, são capazes de reduzir seus valores de matiz a números próximos ao *default* de animais do padrão rosa em apenas cinco dias. O mesmo padrão pôde ser observado em camarões inicialmente rosas, os quais conseguem aumentar os seus valores de matiz quando mantidos em *Sargassum* spp., de coloração marrom. Os valores de anomalia de saturação para ambos os morfótipos foram maiores nos camarões mantidos em algas naturais ($M-E_{artificial} = 31,58\%$; $M-E_{natural} = 67,52\%$ / $R_{artificial} = 35,10\%$; $R_{natural} = 42,04\%$), o que evidencia que a manutenção de uma determinada cor (matiz), bem como de sua saturação, dependem de algum composto presente somente nos substratos naturais.

Figura 5 – Alteração cromática em *Hippolyte obliquimanus*. Variação nos valores de anomalia de matiz em camarões dos padrões de cor marrom-esverdeado e rosa, mantidos em substratos artificiais e naturais, de coloração marrom (M) ou vermelha (V). Os valores de anomalia representam as diferenças de matiz com relação ao “default” (D), expressos como o 0 nos eixos. As cores das barras representam as colorações reais dos animais, calculadas através dos respectivos valores de matiz e saturação, mantendo um valor constante de brilho de aproximadamente 40%. As barras representam os respectivos erros-padrão. * $p < 0,05$; NS: não-significativo.

Caracterização biológica dos padrões de cor

Tamanho e composição sexual

O tamanho de camarões machos e fêmeas não foi diferente entre os padrões de cor homogêneos e disruptivo (Figura 6). Como esperado, fêmeas foram maiores que machos, um padrão bastante comum em camarões carídeos (BAUER, 2004; TEROSSI; GRECO e MANTELATTO, 2008). Entretanto, a composição sexual dos padrões cromáticos foi significativamente diferente. Os resultados do modelo log-linear de análise de frequências indicaram valores significativos nas interações ‘sexo’ x ‘cor’, ‘sexo’ x ‘alga’ e ‘alga’ x ‘cor’ ($p < 0,01$) (Tabela IV). Tabelas de contingência foram elaboradas para ambas as interações e submetidas a comparações *a posteriori*, corrigidas pelo método de Bonferroni quando mais de dois grupos eram comparados. A interação entre ‘alga’ x ‘cor’, mesmo sendo significativa, não foi analisada em detalhes, pois os dados obtidos anteriormente já mostraram diferenças na distribuição dos padrões de cor nas algas. Analisando a fundo a interação ‘sexo’ x ‘cor’, foram encontradas diferenças significativas com relação aos valores esperados pelo modelo entre a proporção de indivíduos ‘homogêneos’ e ‘disruptivos’ em machos ($\chi^2 = 98,68$; $p < 0,01$) e em fêmeas ($\chi^2 = 67,50$; $p < 0,01$), sendo a frequência de machos disruptivos 40%, e a de fêmeas homogêneas 20% maiores aos valores esperados (Figura 7A). Assim, nota-se uma relação clara entre coloração e sexo nessa espécie de camarão, sugerindo um possível dimorfismo sexual de cor. Além disso, a frequência de indivíduos não-sexáveis foi diferente entre as espécies de algas ($\chi^2 = 10,99$; $p < 0,01$), sendo aproximadamente 30% maior que o esperado para *Galaxaura marginata* (Figura 7B).

Figura 6 – Gráficos de caixa e bigodes comparando o tamanho dos diferentes padrões de cor de *H. obliquimanus* em machos e fêmeas. As caixas ilustram os valores de primeiro quartil, mediana e terceiro quartil, enquanto que as barras correspondem aos limites de corte inferior e superior, descritos como três vezes o respectivo desvio-padrão. M-E: marrom-esverdeado, D: disruptivo, R: rosa. NS representa diferenças não-significativas.

Tabela IV - Resultados do modelo log-linear de frequências para as interações entre os fatores ‘sexo’, ‘alga’ e ‘cor’ em *H. obliquimanus*. A estatística de χ^2 , os graus de liberdade e a probabilidade de erro do tipo-I são mostrados. Os valores em negrito indicam as interações significativas ($p < 0,01$).

Interações	χ^2 parcial	gl	p
Sexo x Alga	12,570	2	< 0,01
Sexo x Cor	163,980	2	< 0,01
Alga x Cor	17,630	1	< 0,01
Sexo x Alga x Cor	1,420	2	0,49

Figura 7 - Interações duplas significativas resultantes do modelo log-linear estimado para *H. obliquimanus*. **A)** 'Sexo' x 'Cor'. Diferenças com relação aos valores esperados pelo modelo da distribuição dos animais de diferentes padrões de cor em cada categoria sexual. **B)** 'Sexo' x 'Alga'. Diferenças com relação aos valores esperados pelo modelo da distribuição dos animais nas algas amostradas, para cada categoria sexual. *** $p < 0,001$; NS: não-significativo.

Parâmetros reprodutivos e análises de fecundidade

Os valores dos diferentes parâmetros reprodutivos para cada morfótipo de cor de *H. obliquimanus* obtidos nas análises realizadas estão resumidos na Tabela V. Como já observado pelo modelo log-linear, a razão sexual, ou seja, a proporção de fêmeas adultas na população, não é a mesma entre os padrões de cor. A razão sexual nos animais de coloração 'marrom-esverdeado' e 'rosa' é a mesma ($p > 0,05$), com ambos representados pela predominância de fêmeas adultas na população. Já os animais de padrão disruptivo mostram uma razão sexual favorável para os machos, significativamente diferente da razão sexual observada para os padrões homogêneos ($p < 0,001$).

Tabela V – Valores médios dos parâmetros medidos para cada um dos padrões de cor de *H. obliquimanus*. A densidade de adultos foi expressa em ind/kg⁻¹ de alga e calculada conforme descrito no texto principal. A razão sexual representa a proporção de fêmeas adultas dentre todos os indivíduos adultos na população. A razão das fêmeas ovígeras foi calculada como a proporção de indivíduos portando ovos na população total de fêmeas adultas. O tamanho médio das fêmeas ovígeras foi representado pelo tamanho da carapaça (mm). Os parâmetros obtidos através da relação “tamanho x fecundidade” e o tamanho médio da desova das fêmeas ovígeras foram determinados conforme descrito na seção Material e Métodos.

	Densidade de adultos (ind.kg-1)		Razão sexual	Razão	Fêmeas ovígeras			
					Tamanho médio (mm)	Tamanho x Fecundidade		Tamanho da desova (mm ³)
	<i>S</i>	<i>G</i>				<i>b</i>	<i>a</i>	
M-E	133,13	14,23	0,56	0,63	2,15	1,63	1,18	26,67
D	18,52	30,58	0,18	0,70	2,15	3,04	0,71	26,25
R	-	57,33	0,70	0,76	2,11	1,77	1,15	30,01

Com relação aos parâmetros reprodutivos medidos nas fêmeas ovígeras, não foram observadas diferenças na razão de fêmeas ovígeras, ou seja, o número de fêmeas portando ovos dentre todas fêmeas adultas, nem entre os morfótipos de cor ($\chi^2 = 3,526$; $p > 0,05$), nem entre as duas espécies de alga ($Z = 1,796$; $p > 0,05$). Da mesma forma, o tamanho médio das fêmeas ovígeras não diferiu entre os morfótipos de cor ($KW = 0,01$; $p > 0,05$), bem como o tamanho médio da desova de fêmeas portando ovos de estágio inicial ($F = 0,968$; $p > 0,05$).

Os valores de elevação e inclinação das retas de regressão estimadas para a relação entre fecundidade, potencial e realizada, e o tamanho da carapaça de cada morfótipo de cor não foram diferentes. Para os padrões de cor marrom-esverdeado e rosa, os parâmetros estimado para fêmeas portando ovos em estágio de desenvolvimento inicial e final foram bastante próximos, diferentemente do observado para fêmeas do padrão disruptivo (Tabela VI). Contudo, não foram observadas diferenças significativas para nenhum dos morfótipos de cor, possivelmente devido à grande variabilidade observada nos dados, sugerindo uma taxa de perda de ovos constante entre os padrões de cor. A reta estimada para todas as fêmeas ovígeras, independente de sua coloração, gerou valores de inclinação e elevação que também não foram diferentes entre os estágios de desenvolvimento dos ovos ($t_{inclinação} = 0,796$; $t_{elevação} = 0,296$; $p > 0,05$) (Figura 8A).

As retas estimadas separadamente para cada morfótipo de cor, independente do estágio de desenvolvimento dos ovos, resultou em valores de inclinação e elevação que também não foram diferentes entre os padrões de cor (ANCOVA: $F_{\text{inclinação}} = 1,873$; $F_{\text{elevação}} = 0,231$; $p > 0,05$; Figura 8B). Uma análise mais geral mostra que a relação entre tamanho e fecundidade para a espécie é bastante dispersa e difere significativamente de um padrão isométrico ($b = 1,997$; $t = 3,243$; $p < 0,01$), como observado na Figura 8B.

Tabela VI – Sumário dos parâmetros de fecundidade obtidos pela ANCOVA aplicada às fêmeas ovígeras de *H. obliquimanus*. Os valores foram obtidos para cada padrão de cor e comparados entre os estágios de desenvolvimento embrionário inicial e final. M-E: marrom-esverdeado; D: disruptivo; R: rosa.

Padrões de cor	Elevação (a)				Inclinação (b)			
	Inicial	Final	<i>t</i>	<i>p</i>	Inicial	Final	<i>t</i>	<i>p</i>
M-E	1,21	1,12	0,25	> 0,05	1,54	1,78	0,27	> 0,05
D	0,49	1,21	1,42	> 0,05	3,59	1,66	1,03	> 0,05
R	1,11	1,31	0,03	> 0,05	1,91	1,29	0,37	> 0,05

Anexo

Análise de morfometria geométrica

O experimento de alteração cromática não pôde ser realizado com camarões do padrão de cor disruptivo por serem pouco comuns nas amostras coletadas. Entretanto, cinco animais disruptivos foram mantidos em *Sargassum* spp. por cinco dias, nas mesmas condições experimentais já descritas, e não mudaram sua coloração, levantando a questão de que algum outro fator diferente do observado para os camarões homogêneos pode estar atuando para manter os animais disruptivos na população. Alguns casos de polimorfismo observados na natureza mostram que a variabilidade cromática em uma espécie pode estar correlacionada com variações morfológicas, produzindo diferentes combinações entre esses caracteres, as quais são mantidas por pressões seletivas específicas (FORSMAN et al., 2008).

Figura 8 – Relação entre tamanho, expresso como comprimento da carapaça, e fecundidade, expressa como o número de ovos, das fêmeas ovígeras de *H. obliquimanus*. **A)** Diferenças na relação “tamanho x fecundidade” de fêmeas portando ovos em estágio de desenvolvimento inicial e final. **B)** Diferenças na relação “tamanho x fecundidade” de fêmeas ovígeras pertencentes aos diferentes padrões de cor. Os eixos estão expressos em escala logarítmica (log10), a fim de manter uma relação linear entre as variáveis.

Para tentar esclarecer essa questão em *H. obliquimanus*, a morfologia dos animais disruptivos foi comparada com a de animais homogêneos, com coloração marrom-esverdeada. Caso exista uma diferença morfológica entre esses morfótipos, processos mais duradouros podem estar contribuindo para manter o padrão disruptivo na população, como segregação genética entre os morfótipos e atividade de muda. Assim, tal polimorfismo poderia ser importante por levar a diferenças funcionais entre os morfótipos na população.

A morfologia da carapaça de camarões machos disruptivos e homogêneos foi comparada através de uma análise de morfometria geométrica. Como a maioria dos camarões carídeos apresenta um grau de dimorfismo sexual em sua morfologia, principalmente na região abdominal (BAUER, 2004), foram utilizados somente camarões machos nessas análises. Outra razão que levou a essa escolha foi a de que somente machos dessa espécie apresentaram uma divisão quase que igualitária entre indivíduos homogêneos (47%) e disruptivos (53%) na população, levantando a questão de uma possível diferenciação no papel funcional de cada morfótipo.

Foram selecionados 21 indivíduos homogêneos, de coloração marrom-esverdeada, e 25 indivíduos disruptivos com listras abdominais de amostras de *Sargassum* spp. e *G. marginata*, coletadas nas adjacências do Centro de Biologia Marinha, em São Sebastião, durante os meses de janeiro e março de 2011. Os animais foram fixados em álcool 70% e corados com uma solução do corante Rosa de Bengala para facilitar a visualização dos contornos da carapaça e abdômen. Cada indivíduo foi fotografado com uma câmera digital acoplada a um estereomicroscópio, com aumento de 10x, sempre na mesma posição: o rostro voltado para o lado esquerdo e os segmentos finais do abdômen perpendiculares ao resto do corpo.

Em cada imagem, foram marcados nove marcos anatômicos (*landmarks*) distribuídos ao longo da carapaça dos animais (Figura 9), seguindo os critérios propostos por Zelditch et al. (2004) e utilizando o software tpsDig 2.14 (ROHLF, 2009a). O software tpsUtil 1.44 (ROHLF, 2009b) foi utilizado para criar *links* entre os *landmarks* e facilitar posteriores visualizações na variação das formas. A Análise Generalizada de Procrustes (*GPA – Generalised Procrustes Analysis*) foi empregada para alinhar marcos anatômicos homólogos, removendo as informações não relacionadas à forma, como posição, orientação e escala, a fim de minimizar a distância entre eles, ou seja, a distância de procrustes (ROHLF; SLICE, 1990). As variações morfológicas entre os indivíduos foram observadas usando uma análise de deformações, conhecida como *Thin Plate Spline (TPS)*, por meio de duas componentes de variação principais; (i) a componente uniforme, que descreve variações de forma globais e (ii)

a componente não-uniforme, a qual descreve variações locais em regiões específicas da estrutura analisada. Uma análise de eixos relativos (*Relative Warp Analysis*), análoga a uma Análise de Componentes Principais (PCA), foi finalmente empregada na componente não-uniforme, gerando novas variáveis de forma, os *relative warps*. Todas essas rotinas numéricas foram realizadas pelo software tpsRelw 1.46 (ROHLF, 2008).

Figura 9 – Localização dos 9 *landmarks* na carapaça dos camarões utilizados na análise de morfometria geométrica. **1:** órbita ocular; **2:** ponta do rostro; **3:** primeiro espinho dorsal; **4:** ponto dorsal espelhado ao marco 8; **5:** margem posterior da região dorsal da carapaça; **6:** extremidade posterior da margem lateral da carapaça; **7:** ponto ventral espelhado ao marco 5; **8:** ponto localizado na maior curvatura da carapaça; **9:** ponto de inserção da antênula.

Os valores das componentes uniformes e dos *relative warps* obtidos foram comparados separadamente entre os animais homogêneos e disruptivos por uma análise de variância multivariada (MANOVA – Teste de Wilks). As análises foram realizadas no *software* Statistica 9 e sempre foram precedidas pelo Teste de Cochran para testar a homogeneidade das variâncias.

O tamanho do centróide, definido como a raiz quadrada da somatória do quadrado das distâncias entre todos os *landmarks* e o centro de gravidade (centróide) da carapaça (SNEATH, 1967), foi utilizado como variável de tamanho e comparado entre os dois padrões de cor por um teste *t*.

Resultados

O tamanho de centróide não variou entre machos de padrões cromáticos distintos ($t = 1,10$; $p > 0,05$), diferentemente de sua morfologia. As análises de morfometria geométrica realizadas na carapaça de camarões machos homogêneos e disruptivos resultaram em dois componentes principais de deformação: os eixos relativos (*relative warps*) e as componentes uniformes. Os eixos relativos explicam variações morfológicas locais, relativas a pontos específicos da forma, enquanto que as componentes uniformes indicam variações globais, que ocorrem em uma mesma escala de variação em toda a estrutura.

Foram obtidos 14 *relative warps* (RW), com os três primeiros acumulando 63% da variação morfológica total. Os resultados da MANOVA aplicada a todos os eixos relativos mostraram que machos de diferentes colorações também diferem na morfologia de sua carapaça ($F = 3,6$; $p < 0,01$). A maior variabilidade entre os grupos pôde ser explicada exclusivamente pelo *relative warp* 1, o qual separa claramente os indivíduos de coloração homogênea à metade esquerda do eixo, enquanto os indivíduos disruptivos à metade direita (Figura 10).

Quando se observam as configurações médias das carapaças de cada padrão de cor, nota-se que as mesmas apresentam uma morfologia arredondada nos camarões homogêneos, diferentemente dos camarões disruptivos, nos quais a carapaça é mais alongada, com uma conseqüente expansão do rostro (Figura 10). Da mesma forma, a MANOVA aplicada às duas componentes uniformes também mostrou diferenças morfológicas entre os padrões de cor ($F = 4,82$; $p < 0,05$). Assim como o *relative warp* 1, a componente uniforme 1 explica praticamente toda a variação morfológica uniforme entre os padrões de cor. Tal componente refere-se a uma variação uniforme de contração / dilatação da forma como um todo, e concentra os animais de padrão homogêneo à metade negativa do eixo, sendo caracterizados por terem carapaças mais dilatadas dorso-ventralmente. Da mesma forma, os animais de padrão disruptivo ficaram concentrados na metade positiva do mesmo, sendo caracterizados por carapaças mais contraídas dorso-ventralmente.

Figura 10 – Resultados da análise de morfometria geométrica distinguindo os padrões de cor homogêneo (marrom-esverdeado) e disruptivo de machos de *H. obliquimanus* quanto à morfologia de sua carapaça. O gráfico mostra a dispersão dos pontos no plano formado pelo primeiro e segundo eixo relativo (RW1 e RW2), e suas respectivas porcentagens de variância, baseados nos 9 *landmarks* marcados (figura 9). As ilustrações obtidas pela análise de TPS mostram as morfologias de carapaça observadas nos extremos do eixo RW1.

Discussão

Distribuição espacial no campo, seleção de habitat e alteração cromática em *Hippolyte obliquimanus*

Os resultados obtidos no presente trabalho mostram que a espécie *Hippolyte obliquimanus* apresenta um padrão polimórfico verdadeiro, o qual pode ser extremamente importante para a manutenção da população em um ambiente com características tão heterogêneas, como as macroalgas marinhas. Segundo Forsman et al. (2008), a coexistência de diferentes morfótipos de cor em uma população faz com que a utilização de recursos ambientais seja diversificada, além de contribuir para a estabilidade populacional, o sucesso na colonização de novos ambientes e a expansão geográfica da espécie. Galeotti e Rubolini (2004) estudaram a evolução do polimorfismo cromático em espécies de aves raptorais e concluíram que, comparado a espécies monomórficas, espécies apresentando diferentes padrões de cor exibem áreas de distribuição mais amplas e contínuas, frequentam diferentes tipos de habitat e vivem em locais com condições climáticas sazonais, de acordo com a hipótese de variação de nicho proposta por Van Valen (1965). No caso de *H. obliquimanus*, a variabilidade cromática observada, associada à ocupação de diferentes espécies de macroalgas, aparentemente também suporta essa teoria.

A condição polimórfica de cor observada em *H. obliquimanus* está intimamente relacionada à heterogeneidade do ambiente a qual esses animais estão associados. A diversidade na coloração e arquitetura gerada pelas macroalgas resulta em diferentes pressões seletivas que condicionam o surgimento da variabilidade cromática observada na espécie (COOK, 1986; HARGEBY; STOLTZ; JOHANSSON, 2005). Dessa forma, cada padrão de cor está mais adaptado a uma determinada porção do ambiente onde vivem (NILSSON; RIPA, 2010). Em *H. obliquimanus*, os padrões de cor homogêneos são mais abundantes nos habitats onde se tornam mais crípticos, mantendo um padrão específico de camuflagem, importante para diminuir o risco de predação, principalmente no caso de consumidores visuais. A camuflagem desses camarões é gerada através da manutenção de uma coloração que se assemelha a do ambiente ao qual se associam, no caso *Sargassum* spp. para os indivíduos do morfótipo de cor marrom-esverdeado e *Galaxaura marginata* para camarões pertencentes ao morfótipo rosa. A camuflagem por semelhança com o ambiente é bastante

comum em diversos grupos animais, como em gafanhotos (HOCHKIRCH; DEPPERMAN; GRÖNING, 2008), aranhas (THÉRY; CASAS, 2002), moluscos litorínídeos (EKENDAHL, 1998; REID, 1987), isópodes (HARGEBY; JOHANSSON; AHNESJÖ, 2004; HARGEBY; STOLTZ; JOHANSSON, 2005), decápodes (PALMA; STENECK, 2001; PESSANI; TIRELLI, 2006) e peixes (KEKALAINEN et al., 2010).

Por outro lado, os animais do padrão de cor disruptivo, os quais apresentam listras longitudinais, bandas circulares ou manchas ao longo do corpo, distribuem-se igualmente entre as espécies de algas avaliadas. Segundo Merilaita (1998), outra forma de atingir um padrão de camuflagem em um habitat é através da coloração disruptiva, no qual o contorno e a verdadeira forma do animal são mascarados. Isso pode ser atingido através da mistura de características encontradas no corpo do animal, como listras e manchas, a padrões de formas semelhantes observados no ambiente de entorno. Com isso, um possível predador visual terá dificuldades em discernir a morfologia de sua presa dentro desse contexto, pois irá focar em regiões do animal sem sentido, totalmente diferentes de sua morfologia real (COTT, 1940). Entretanto, animais caracterizados pela camuflagem por coloração disruptiva geralmente apresentam uma relação de especificidade com o ambiente muito menor do que aqueles que obtêm a camuflagem por meio da semelhança com a coloração do entorno (BAUER, 1982; MERILAITA; TUOMI; JORMALAINEN, 1999). Ahnesjö e Forsman (2006) mostraram que gafanhotos de coloração disruptiva, caracterizados por uma linha amarela longitudinal ao longo de corpo, apresentavam baixo grau de seletividade a um substrato específico. Aparentemente, em *H. obliquimanus* o padrão de cor disruptivo funciona como uma coloração neutra, que não mostra relação de camuflagem a nenhum habitat em específico e que possivelmente não altera sua suscetibilidade à predação. Essa hipótese é corroborada pela distribuição desses animais em campo, sem distinção entre as espécies de algas avaliadas.

As regiões dominadas por comunidades de macroalgas apresentam elevada concentração de predadores visuais, como peixes e algumas espécies de crustáceos (CHRISTIE; NORDERHAUG; FREDRIKSEN, 2009; ORNELLAS; COUTINHO, 1998). Dessa forma, a associação dos morfótipos de cor de *H. obliquimanus* aos ambientes onde se tornam mais crípticos, torna-os possivelmente menos conspícuos aos predadores, reduzindo assim sua suscetibilidade à predação. A importância da predação como mecanismo mantenedor da condição polimórfica em diferentes espécies tem sido bastante estudada ao longo dos últimos anos. Tal processo pode influenciar tanto no surgimento de características polimórficas, através de processos de plasticidade fenotípica (GILBERT; STEMBERGER, 1984; LIVELY, 1986a), ou atuar, via seleção natural, na manutenção de certos morfótipos,

em detrimento de outros (ATKINSON; WARWICK, 1983; FORSMAN; APPELQVIST, 1998; GOODHART, 1987). Os padrões de distribuição de *H. obliquimanus* observados em campo sugerem que a predação pode ser considerada um fator importante, mas não único, na manutenção do polimorfismo na espécie, e, somente a realização de futuros experimentos esclarecerão a sua verdadeira importância.

Os resultados dos experimentos em laboratório mostraram que as densidades naturais dos morfótipos de cor homogêneos de *H. obliquimanus* observadas em *Sargassum* spp. e *G. marginata* são aparentemente controladas por um processo de seleção de habitat dependente da coloração do animal, e por mecanismos de alteração cromática, via assimilação de possíveis compostos químicos presentes nas algas.

Os camarões do padrão de cor homogêneo marrom-esverdeado, mais abundantes na área de estudo em associação a *Sargassum* spp., mostram, em laboratório, uma preferência maior a essa alga que a *G. marginata*. As frondes de *Sargassum* spp. apresentam uma coloração voltada para o marrom, com tonalidades variando entre o verde e o amarelo, devido principalmente a grande quantidade de algas epífitas associadas. Dessa forma, os animais selecionam o ambiente no qual se tornam mais crípticos, utilizando assim o sistema de camuflagem por semelhança à cor do ambiente de entorno (STEPIEN, 1986). Contudo, os camarões de coloração homogênea rosa não mostraram preferência por nenhuma das duas algas oferecidas, deixando claro que outros fatores, além da correspondência entre a cor do animal e ambiente, estão relacionados ao processo de seleção de habitat por essa espécie.

A escolha de habitat por parte dos animais desse padrão de cor pode ser explicada pela existência de um balanço entre camuflagem e disponibilidade de recursos presentes nas algas utilizadas no experimento. Conforme observado nas coletas realizadas, *Sargassum* spp. abrigou maiores densidades de camarões, independentemente da coloração dos mesmos. Além disso, é a espécie de alga mais abundante em diversas localidades da costa brasileira, principalmente na região sudeste (ESTON; BUSSAB, 1990) e durante os meses de outono e verão (LEITE; TURRA, 2003), época em que se realizaram as amostragens. As comunidades dominadas por espécies de *Sargassum* podem ser consideradas habitats mais complexos que aqueles com abundância de *G. marginata*, por apresentarem arquiteturas que proporcionam maior espaço entre os ramos das algas, indicado pela maior razão volume / peso estimada e pela maior abundância de algas epífitas associadas (observação pessoal). O trabalho de Hacker e Steneck (1990) mostrou a importância da arquitetura das macroalgas na seleção de habitat pelo anfípode *Gammarellus angulosus*, principalmente com relação ao número, forma, tamanho e arranjo dos espaços existentes entre as frondes. Experimentos realizados em

laboratório e em campo evidenciaram a preferência desses animais às espécies de algas mais filamentosas e ramificadas, em detrimento daquelas mais folhosas e coriáceas, além de uma correspondência significativa entre o tamanho dos animais e os componentes estruturais avaliados nas algas. De acordo com Hall e Bell (1988), a presença de algas epífitas e outros organismos sésseis associados às comunidades fitais, também contribuem para aumentar sua complexidade ambiental. As espécies do gênero *Sargassum* apresentam uma elevada diversidade de organismos associados (LEITE; TURRA, 2003; SZÉCHY; PAULA, 1997), resultando em maior disponibilidade de alimento e abrigo, o que pode influenciar no comportamento de seleção de *H. obliquimanus* em laboratório. Dessa forma, os animais que constituem as comunidades associadas às macroalgas selecionam os ambientes que apresentam maior complexidade ambiental, podendo se utilizar de comportamentos específicos para assim reduzir os potenciais riscos de predação (MAIN, 1987).

Algas calcificadas, como *G. marginata*, são muitas vezes evitadas por peixes herbívoros, pois apresentam uma estrutura difícil de ser digerida, mesmo apresentando baixas concentrações de metabólitos tóxicos (MANTYKA; BELLWOOD, 2007; PAUL; NELSON; SANGER, 1990). Diversos estudos mostram que as algas pardas (Phaeophytas) são o habitat e a fonte de alimento preferida de várias espécies de anfípodes (CRUZ-RIVEIRA; HAY, 2001; DUFFY; HAY, 1991). Nesse caso, essa preferência pode ser explicada pela presença de alguns componentes polifenólicos nas algas, absorvidos pelos anfípodes pela alimentação, podendo conferir proteção contra a predação, principalmente por peixes onívoros (HAY et al., 1987; HAY; DUFFY; FENICAL, 1990).

O experimento de alteração cromática realizado com os padrões de cor homogêneos (M-E e R) demonstrou que a coloração nesses morfótipos é uma característica plástica, sujeita a mudanças relativamente rápidas, sem a necessidade de um evento de muda. Os resultados obtidos esclarecem que os camarões somente são capazes de modificar o seu padrão cromático quando em contato com algas naturais, alterando os parâmetros de matiz e saturação das colorações expressas. O uso de algas plásticas artificiais imitou a coloração característica de *Sargassum* spp. e *G. marginata*, não sendo capaz de induzir mudanças cromáticas significativas nos camarões de ambos os padrões de cor, embora a saturação de cor dos animais nessas condições tenha sido reduzida. Isso pode ter acontecido simplesmente pela concentração/dispersão dos pigmentos dentro dos cromatossomos em resposta às variações de tonalidades de cor nos ambientes utilizados, sem alteração do padrão de cor característico (BAUER, 1981). Dessa forma, os padrões de cor observados em *H. obliquimanus* são

possivelmente dependentes de compostos químicos presentes nas macroalgas, possivelmente assimilados através de sua dieta.

Uma série de estudos demonstrou a capacidade de alguns animais em assimilar os pigmentos das algas onde vivem e se alimentam. O trabalho de Faulkner e Ghiselin (1983) exemplificou essa característica em moluscos da espécie *Aplysia parvula* que, quando jovens, apresentam uma coloração cor-de-rosa por se alimentarem principalmente da alga vermelha *Asparagopsis taxiformis*, migrando, à medida que crescem, para regiões dominadas pela alga verde *Laurencia johnstoniie* tornando-se gradualmente esverdeados. O mesmo processo foi caracterizado por Hultgren e Stachowicz (2008, 2010) no caranguejo-aranha *Pugettia producta*, que possui dois padrões de cor associados à fase de vida do animal e ao principal recurso alimentar disponível durante esse período. Entretanto, a alteração cromática nessa espécie ocorre somente após um evento de muda, assim como em outro majídeo, *Acanthonyx petiveri* (WILSON, 1987) e no isópode *Idotea montereyensis* (LEE, 1966).

Possivelmente, a coloração dos morfótipos de cor homogêneos em *H. obliquimanus* é mantida pela ingestão de carotenóides provenientes de micro e macroalgas, caracterizadas por elevadas quantidades desses pigmentos. Nas algas, esses pigmentos são importantes por auxiliar no processo de fotossíntese, funcionando como elemento estrutural e protetor do aparato fotossintético (SIEFERMANN-HARMS, 1987). A alga vermelha *G. marginata* e a alga parda *Sargassum* spp., bem como suas respectivas epífitas, concentram diferentes tipos de carotenóides (SCHUBERT; GARCÍA-MENDOZA; PACHECO-RUIZ, 2006; SMITH; ALBERTE, 1994) que, quando ingeridos, provavelmente modificam os padrões de cor dos camarões. A coloração da lagosta *Homarus americanus* é resultado da quantidade, localização e composição do pigmento astaxantina, sintetizada a partir dos carotenóides obtidos pela sua dieta. Quando expressada na forma livre, localiza-se logo abaixo da cutícula, gerando uma coloração vermelha, mas quando se associa com algumas proteínas, localiza-se no próprio exoesqueleto do animal, produzindo colorações como verde e azul (TLUSTY; HYLAND, 2005).

O processo de alteração cromática observado em *H. obliquimanus* é altamente adaptativo para a espécie, contribuindo para a manutenção da condição polimórfica e regulando os padrões de distribuição dos camarões entre as algas no campo. Os animais que apresentam, por exemplo, um padrão de cor M-E e estão associados a um ambiente com coloração não correspondente a sua, como a alga vermelha *G. marginata*, são capazes de modificar a sua coloração em apenas cinco dias para um padrão de cor críptico ao novo habitat, possivelmente reduzindo o risco de predação. O mesmo processo ocorre com os

animais de coloração rosa associados à *Sargassum* spp.. Esses resultados complementam aqueles obtidos no experimento de seleção de habitat, confirmando a ideia de que ambos os processos não são mutuamente exclusivos e contribuem em conjunto para a manutenção do polimorfismo na espécie. Dessa forma, a velocidade com que os camarões são capazes de alterar o seu padrão de cor influencia diretamente na escolha por um determinado habitat. A não-preferência dos animais do padrão de cor rosa entre as algas no experimento de seleção de habitat indica que, quando em contato com um ambiente de coloração não correspondente a sua, os camarões podem modificar seu padrão de cor em um período relativamente curto, não necessitando que escolham de imediato o ambiente de coloração críptica. Poucos estudos testaram experimentalmente o valor adaptativo das alterações cromáticas, induzidas pela alimentação, na redução das taxas de predação. Destaca-se o trabalho de Manríquez et al. (2009), que demonstrou com experimentos de campo e laboratório que a coloração da concha do gastrópode *Concholepas concholepas* varia de acordo com o tipo de presa ingerida. Conchas de tonalidade mais clara se formam quando os gastrópodes se alimentam de cracas e conchas mais escuras quando se alimentam de mexilhões. Tal plasticidade é altamente adaptativa para a espécie, resultando na redução das taxas de predação pelo caranguejo *Acanthocyclus hassleri* quando a coloração dos gastrópodes correspondia com a do ambiente de entorno.

Tamanho, composição sexual, morfologia e parâmetros reprodutivos dos padrões de cor em *Hippolyte obliquimanus*

O tamanho dos camarões dos padrões de cor homogêneos, marrom-esverdeado e rosa, e do padrão disruptivo não foi diferente. Diferenças de coloração ontogenéticas foram demonstradas para muitas espécies em muitos trabalhos ao longo dos últimos anos (BOOTH, 1990), geralmente associadas com alterações nas pressões seletivas que atuam em cada fase de vida do animal (PALMA; STENECK, 2001). Aparentemente, em *H. obliquimanus* não há um padrão de cor específico para cada fase de vida, embora estudos adicionais devam ser realizados para esclarecer melhor a interação entre esses processos para a condição polimórfica da espécie. Entretanto, foram encontradas diferenças de tamanho entre machos e fêmeas, com as fêmeas sendo maiores que os machos. Tal padrão é bastante comum em camarões carídeos e está intimamente associado ao sistema de acasalamento de busca simples observado nessa espécie. Nesse caso, os machos são pequenos, abundantes e bastante móveis na população, copulando com o maior número de fêmeas possível. Além disso, estes não

investem na defesa da fêmea, sem necessitar, portanto, crescer até um grande tamanho, nem desenvolver estruturas sexualmente dimórficas, como quelípodos mais robustos, que os auxiliariam em competir com outros machos por outras fêmeas (BAUER, 2004).

Foi encontrada uma diferença na abundância de indivíduos recrutas entre as duas algas estudadas. O maior número de indivíduos não-sexáveis coletados em *G. marginata* mostra que a espécie pode se utilizar de outros substratos como locais de recrutamento, além de *Sargassum* spp., o que ainda era desconhecido na literatura (TEROSSÍ; MANTELATTO, 2010). A composição sexual dos padrões de cor observados em *H. obliquimanus* foi claramente distinta. Animais caracterizados pelos padrões de cor homogêneos, tanto com coloração marrom-esverdeada ou rosa, foram na sua grande maioria, constituídos por fêmeas. Diferentemente, os animais caracterizados pelo padrão de cor disruptivo foram constituídos principalmente por machos. Casos de variabilidade na coloração entre os sexos são bastante comuns em insetos (FORSMAN; APPELQVIST, 1999; JORON, 2005; PUNZALAN; RODD; ROWE, 2008), isópodes (MERILAITA; JORMALAINEN, 1997), peixes (MAGURRAN; GARCIA, 2000; REIMCHEN; NOSIL, 2004), cobras (FORSMAN, 1995) e lagartos (FORSMAN; SHINE, 1995). O isópode marinho *Idotea baltica* apresenta quatro diferentes tipos de coloração: uniforme, manchado lateralmente, pintado e listrado. Esses padrões variam de acordo com o sexo, sendo as fêmeas frequentemente mais escuras e com mais manchas laterais que os machos, com coloração uniforme esverdeada (SALEMAA, 1978).

O surgimento de qualquer característica morfológica, cromática ou comportamental que difere entre os sexos pode ser resultante de diversos processos que atuam individualmente, ou em conjunto na espécie, tais como: variação de nicho ecológico e seleção natural (JORMALAINEN; TUOMI, 1989; SLATKIN, 1984), correlação entre genes (pleiotropia) (HEDRICK, 1993; LANDE, 1980), alometria (HOLLANDER; ADAMS; JOHANNESSON, 2006), história filogenética (FAIRBAIRN, 1997) e seleção sexual (CHUNCO; MCKINNON; SERVEDIO, 2007). No caso de *H. obliquimanus*, possíveis diferenças ecológicas e comportamentais entre os sexos podem estar atuando como pressões seletivas na manutenção do dimorfismo sexual de cor na espécie. O padrão de cor disruptivo, comum aos machos, não apresenta correspondência à coloração de nenhum ambiente em específico, dando suporte ao sistema de acasalamento observado na espécie. Nesse sistema, machos de pequeno tamanho não permanecem por longos períodos de tempo associados às macroalgas, mas se movem ao redor em busca do maior número de fêmeas possível para se acasalar. As fêmeas, pelo contrário, mantêm um padrão de cor homogêneo, que se

assemelha ao seu respectivo habitat, investindo dessa forma em sua camuflagem, reduzindo os riscos de predação e consequentemente, aumentando o seu sucesso reprodutivo. Dessa forma, custos diferenciais para a reprodução existem entre machos e fêmeas, providenciando suporte a Hipótese do Nicho Dimórfico (JORMALAINEN; TUOMI, 1989; SLATKIN, 1984).

Nenhum dos padrões de cor observado em *H. obliquimanus* foi específico para machos ou fêmeas, sugerindo que outros processos importantes possam estar atuando na manutenção do dimorfismo sexual de cor na espécie. Jormalainen, Merilaita e Tuomi (1995) demonstraram que a predação por peixes é o principal agente seletivo na manutenção do polimorfismo de cor no isópode *Idotea baltica*. Nesse caso, machos e fêmeas apresentam padrões de coloração distintos, associados a comportamentos de seleção de microhabitats específicos. Durante o período reprodutivo, isópodes machos são mais ativos que as fêmeas e apresentam um comportamento de busca de parceiras para o acasalamento. Assim, machos não-crípticos ao habitat sofrem maiores taxas de mortalidade pela predação por estarem mais expostos aos predadores visuais, principalmente peixes. Por outro lado, Eakley e Roude (2004) mostraram a importância da seleção sexual realizada por fêmeas de lebistes (*Poecilia reticulata*) na manutenção da diversidade cromática observada em machos dessa espécie. Um modelo teórico proposto por Chunco, McKinnon e Servedio (2007) demonstrou que a seleção sexual atuando sozinha é capaz de manter o polimorfismo de cor em machos vivendo em ambientes heterogêneos, mesmo quando a preferência das fêmeas por um determinado morfótipo é fraca. Ainda não se sabe a importância da seleção sexual e da predação como possíveis mecanismos seletivos no dimorfismo sexual de cor em *H. obliquimanus*, entretanto não se descarta a importância desses processos no sistema estudado.

A proporção semelhante de camarões machos caracterizados pelos padrões de cor homogêneo e disruptivo observados em *H. obliquimanus*, e as diferenças morfológicas em suas respectivas carapaças, possivelmente indicam uma diversificação na função e comportamento desses indivíduos dentro da população. Animais disruptivos apresentam carapaças alongadas, com a região do rostro expandida, diferentemente dos camarões homogêneos, que apresentam carapaças com morfologia mais arredondada e rostro curto. Possivelmente, as variações morfológicas vistas são capazes de afetar as características hidrodinâmicas dos morfótipos de cor, com os animais disruptivos sendo nadadores mais eficazes que os homogêneos. Como observado nos experimentos de laboratório, a manutenção dos padrões de cor homogêneos depende provavelmente dos pigmentos encontrados na dieta dos camarões. Com isso, a presença de uma carapaça mais arredondada nesses animais, menos hidrodinâmica e semelhante à observada nas fêmeas homogêneas, indicaria um

comportamento de residência ao respectivo substrato, necessário para a assimilação desses pigmentos. No trabalho de Sardà, Company e Costa (2005), a morfologia da carapaça de várias espécies de camarões foi comparada e associada com o tipo de habitat em que esses viviam. Foi encontrada uma relação direta entre o tamanho do rostro e a razão entre a altura e comprimento do cefalotórax com o tipo de ambiente. Camarões estritamente bentônicos apresentaram um rostro mais curto e uma carapaça mais arredondada que camarões nectobentônicos, os quais não se caracterizam por uma elevada fidelidade ao substrato. Tal variabilidade claramente reflete adaptações morfológicas às diferentes necessidades natatórias nesses dois grupos.

A variabilidade morfológica observada em *H. obliquimanus* sugere que machos disruptivos e homogêneos exercem diferentes funções dentro da população e que possivelmente existe uma relação de custo / benefício na manutenção do dimorfismo cromático e morfológico na espécie. Animais disruptivos, mais ativos e com maior capacidade natatória, contribuiriam para um maior fluxo gênico populacional, mas, devido a sua maior mobilidade entre os ambientes, sofreriam um elevado risco de predação. A situação oposta aconteceria com os camarões homogêneos, que reduziriam as taxas de predação mantendo uma coloração críptica ao ambiente, mas perderiam em mobilidade, reduzindo as chances de acasalamento. Nos peixes da espécie *Culaea inconstans*, o desenvolvimento de estruturas de defesa gera custos adicionais na execução dos comportamentos de fuga de predadores. O morfótipo que possui longos espinhos ao longo do corpo e cintura pélvica mais robusta, estruturas que reduziriam o risco de predação, executa movimentos de escape com menor velocidade, aceleração e deslocamento que o morfótipo sem essas estruturas (ANDRASO, 1997). O camarão *Macrobrachium rosenbergii* é uma das espécies mais conhecidas pelo seu polimorfismo de cor e organização social. Nessa espécie, os machos podem ser categorizados em três tipos morfológicos, que representam também fases distintas de desenvolvimento: machos pequenos com quelas de coloração clara (MP) podem se transformar em machos de tamanho intermediário, com quelas alaranjadas (ML), que por sua vez podem se tornar machos maiores, com quelas azuladas (MA). De acordo com Ra'Anan e Sagi (1985), há uma organização social na espécie, com os machos de quela azulada sendo dominantes com relação aos outros dois morfótipos. Além disso, machos do morfótipo dominante (MA) e machos submissos (MP) podem representar estratégias distintas de acasalamento. Enquanto os primeiros investem grande parte da energia no desenvolvimento de quelas largas, utilizadas para defender o território e proteger as fêmeas, os machos de pequeno porte, utilizam uma estratégia onde se beneficiam de sua maior mobilidade e

oportunismo para conseguirem realizar a cópula. Ambas as estratégias são funcionais e caracterizadas por diferentes razões custo / benefício.

A relação existente entre morfologia e coloração nesses animais sugere que os morfótipos homogêneos e disruptivos podem estar segregados geneticamente ou resultarem de um processo mais duradouro de alteração cromática, com a necessidade de pelo menos um evento de muda. Entretanto, somente experimentos de laboratório mais longos, que incluam novas variáveis, poderão esclarecer essa situação.

Embora tenham sido encontradas diferenças na composição sexual e na morfologia dos morfótipos homogêneos e disruptivos em *H. obliquimanus*, não foram observadas diferenças em seus parâmetros reprodutivos. A relação entre fecundidade e tamanho observada em *H. obliquimanus* mostra um padrão alométrico negativo entre essas variáveis, ou seja, a inclinação da reta de regressão estimada é significativamente menor que 3,0. Dessa forma, as variáveis possivelmente não apresentam uma relação cúbica verdadeira ou a taxa de perda de ovos para a espécie, mesmo constante, é bastante elevada. Os camarões carídeos incubam os seus ovos externamente, facilitando a perda da massa de ovos (BAUER, 2004).

Portanto, o rendimento reprodutivo, caracterizado pela fecundidade, tamanho e frequência das fêmeas ovígeras na população, é o mesmo para os diferentes padrões de cor em *H. obliquimanus*. Dessa forma, a manutenção da condição polimórfica na espécie não envolve custos reprodutivos adicionais para os camarões. Os mesmos resultados foram obtidos por Devin et al. (2004) em anfípodes da espécie *Dikerogammarus villosus*, que é formada por quatro morfótipos com pigmentação distinta, os quais não diferem em sua composição sexual, tamanho, aspectos reprodutivos, e seleção sexual. Os casos mais comuns em que custos adicionais para a manutenção do polimorfismo são observados ocorrem em sistemas onde defesas morfológicas específicas são induzidas nas presas pela simples presença dos predadores. Muitas vezes, a redução nas taxas de predação causadas por essa plasticidade é acompanhada pela redução nas taxas de crescimento e de fecundidade das presas (LIVELY, 1986a; TRUSSEL, 2000). Em *H. obliquimanus*, o rápido mecanismo de alternância cromática entre os morfótipos homogêneos sugere que as colorações marrom-esverdeada e rosa são expressas como consequência da ingestão de pigmentos presentes em sua dieta, os quais não modificam a aptidão reprodutiva dos animais nos ambientes a que estão associados. Por outro lado, ainda não se sabe a relação existente entre a manutenção da coloração disruptiva e os pigmentos obtidos pela dieta dos camarões.

Referências bibliográficas

AGRAWAL, A. A. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. **Science**, v. 294, p. 321-326. 2001.

AHNESJÖ, J.; FORSMAN, A. Differential habitat selection by pygmy grasshopper color morphs; interactive effects of temperature and predator avoidance. **Evolutionary Ecology**, v. 20, p. 235-257. 2006.

ANDRASO, G. M. A comparison of startle response in two morphs of the brook stickleback (*Culaea inconstans*): further evidence for a trade-off between defensive morphology and swimming ability. **Evolutionary Ecology**, v. 11, p. 83-90. 1997.

ATKINSON, W. D.; WARWICK, T. The role of selection in the colour polymorphism of *Littorina rudis* Maton and *Littorina arcana* Hannaford-Ellis (Prosobranchia: Littorinidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 20, p. 137-151. 1983.

BAUER, R. Color patterns of the shrimps *Heptacarpus pictus* and *H. paludicola* (Caridea: Hippolytidae). **Marine Biology**, v. 64, p. 141-152. 1981.

BAUER, R. Polymorphism of color pattern in the caridean shrimps *Heptacarpus pictus* and *H. paludicola*. **Marine Behavior Physiology**, v. 8, p. 249-265. 1982.

BAUER, R. Continuous reproduction and episodic recruitment in nine shrimp species inhabiting a tropical seagrass meadow. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 127, p. 175-187. 1989.

BAUER, R. **Remarkable shrimps, adaptations and natural history of the carideans**. Oklahoma: University of Oklahoma Press, 282 pp. 2004.

BEINGESSER, K. R.; COPP, N. H. Differential diurnal distribution of *Procambarus clarkii* (Girard) juveniles and adults and possible adaptive value of color differences between them (Decapoda, Astacidae). **Crustaceana**, v. 49, n. 2, p. 164-172. 1985.

BERTNESS, M. D. Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the Bay of Panama. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 48, p. 1-16. 1980.

BISHOP, Y. M. M.; FIENBERG, S. E.; HOLLAND, P. W. **Discrete multivariate analysis: theory and practice**. Cambridge: MIT Press, 1975. 568p.

BOOTH, C. L. Evolutionary significance of ontogenetic colour change in animals. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 40, p. 125-163. 1990.

CALSBECK, B.; HASSELQUIST, D.; CLOBERT, J. Multivariate phenotypes and the potential for alternative phenotypic optima in wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral colour morphs. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 23, p. 1138-1147. 2010.

CHASSARD, C. Polymorphisme des populations d'*Hippolyte varians* Leach et comportement en fonction de leur adaptation chromatique présente. **Bulletin de la Société Zoologique**, v. 81, p. 413-418. 1956.

CHRSTIE, H.; NORDERHAUG, K. M.; FREDRIKSEN, S. Macrophytes as habitat for fauna. **Marine Ecology Progress Series**, v. 396, p. 221-233. 2009.

CHUNCO, A. J.; MCKINNON, J. S.; SERVEDIO, M. R. Microhabitat variation and sexual selection can maintain male color polymorphisms. **Evolution**, v. 61, n. 11, p. 2504-2515. 2007.

COOK, L. M. Polymorphic snails on varied backgrounds. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 29, p. 89-99. 1986.

COTT, H. B. **Adaptive coloration in animals**. London: Methuen, 1940. 540p.

CRUZ-RIVERA, E.; HAY, M. E. Macroalgal traits and the feeding and fitness of an herbivorous amphipod: the roles of selectivity, mixing, and compensation. **Marine Ecology and Progress Series**, v. 218, p. 249-266. 2001.

DE LARA, V. C-F.; BUTLER, M.; HERNÁNDEZ-VÁZQUEZ, S.; DEL PRÓO, S. G.; SERVIERE-ZARAGOZA, E. Determination of preferred habitat of early benthic juvenile California spiny lobster, *Panulirus interruptus*, on the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. **Marine and Freshwater Research**, v. 56, p. 1037-1045. 2005.

DEVIN, S.; BOLLACHE, L.; BEISEL, J. N.; MORETEAU, J. C.; PERROT-MINNOT, M. J. Pigmentation polymorphism in the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: some insights into its maintenance. **Journal of Zoology**, v. 264, p. 391-397. 2004.

DUBIASKI-SILVA, J.; MASUNARI, S. Natural diet of fish and crabs associated with the phytal community of *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta, Fucales) at Ponta das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina State, Brazil. **Journal of Natural History**, v. 42, n. 27-28, p. 1907-1922. 2008.

D'UDEKEM D'ACÓZ, C. Redescription of *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852, and comparison with *Hippolyte williamsi* Schmitt, 1924 (Decapoda, Caridea). **Crustaceana**, v. 70, n. 4, p. 469-479. 1997.

DUFFY, J. E.; HAY, M. E. Food and shelter as determinants of food choice by an herbivorous marine amphipod. **Ecology**, v. 72, n. 4, p. 1286-1298. 1991.

EAKLEY, A.; HOUDE, A. E. Possible role of female discrimination against 'redundant' males in the evolution of colour pattern polymorphism in guppies. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 271, p. 299-301. 2004.

EKENDAHL, A. Colour polymorphic prey (*Littorina saxatilis* Olivi) and predatory effects of a crab population (*Carcinus maenas* L.). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 222, p. 239-246. 1998.

ELOFSSON, R.; KAURI, T. The ultrastructure of the chromatophores of *Crangon* and *Pandalus* (Crustacea). **Journal of Ultrastructure Research**, v. 36, p. 263-270. 1971.

ENDLER, J. A.; THÉRY, M. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three neotropical forest-dwelling birds. **The American Naturalist**, v. 148, n. 3, p. 421-452. 1996.

ESTON, V. R.; BUSSAB, W. O. An experimental analysis of ecological dominance in a rocky subtidal macroalgal community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 136, p. 170-195. 1990.

FAIRBAIRN, D. J. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, p. 659-668. 1997.

FAULKNER, J.; GHISELIN, M. T. Chemical defense and evolutionary ecology of dorid nudibranchs and some other opisthobranch gastropods. **Marine Ecology and Progress Series**, v. 13, p. 295-301. 1983.

FORSMAN, A. Opposing fitness consequences of colour pattern in male and female snakes. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 8, p. 53-70. 1995.

FORSMAN, A.; SHINE, R. The adaptive significance of colour pattern polymorphism in the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 55, p. 273-291. 1995.

FORSMAN, A.; APPELQVIST, S. Visual predators impose correlational selection on prey color pattern and behavior. **Behavioral Ecology**, v. 9, n. 4, p. 409-413. 1998.

FORSMAN, A.; APPELQVIST, S. Experimental manipulation reveals differential effects of colour pattern on survival in male and female pygmy grasshoppers. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 12, p. 391-401. 1999.

FORSMAN, A.; AHNESJÖ, J.; CAESAR, S.; KARLSSON, M. A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. **Ecology**, v. 89, n. 1, p. 34-40. 2008.

GALEOTTI, P.; RUBOLINI, D. The niche variation hypothesis and the evolution of colour polymorphism in birds: a comparative study of owls, nightjars and raptors. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 82, p. 237-248. 2004.

GILBERT, J.; STEMBERGER, R. *Asplanchna*-induced polymorphism in the rotifer *Keratella slacki*. **Limnology and Oceanography**, v. 29, n. 6, p. 1309-1316. 1984.

GOODHART, C. B. Why are some snails visibly polymorphic, and others not? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 31, p. 35-58. 1987.

HACKER, S.; MADIN, L. Why habitat architecture and color are important to shrimps living in pelagic *Sargassum*: use of camouflage and plant-part mimicry. **Marine Ecology Progress Series**, v. 70, p. 143-155. 1991.

HACKER, S. D.; STENECK, R. S. Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. **Ecology**, v. 71, n. 6, p. 2269-2285. 1990.

HALL, M. O.; BELL, S. S. Response of small motile epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades. **Journal of Marine Research**, n. 46, p. 613-630. 1988.

HARGEBY, A.; JOHANSSON, J.; AHNESJÖ, J. Habitat-specific pigmentation in a freshwater isopod: adaptive evolution over a small spatiotemporal scale. **Evolution**, v. 58, n. 1, p. 81-94. 2004.

HARGEBY, A.; STOLTZ, J.; JOHANSSON, J. Locally differentiated cryptic pigmentation in the freshwater isopod *Asellus aquaticus*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 18, p. 713-721. 2005.

HAY, M. E.; DUFFY, J. E.; PFISTER, C. A.; FENICAL, W. Chemical defense against different marine herbivores: are amphipods insect equivalents? **Ecology**, v. 68, n. 6, p. 1567-1580. 1987.

HAY, M. E.; DUFFY, J. E.; FENICAL, W. Host-plant specialization decreases predation on a marine amphipod: an herbivore in plant's clothing. **Ecology**, v. 71, n. 2, p. 733-743. 1990.

HECK, K. L. JR.; ABLE, K. W.; FAHAY, M. P.; ROMAN, C. T. Fishes and decapod crustaceans of Cape Cod eelgrass meadows: species composition and seasonal abundance patterns. **Estuaries**, v. 12, p. 59-65. 1989.

HEDRICK, P. W. Sex-dependent habitat selection and genetic polymorphism. **The American Naturalist**, v. 141, n. 3, p. 491-500. 1993.

HOCHKIRCH, A.; DEPPERMAN, J.; GRÖNING, J. Phenotypic plasticity in insects: the effects of substrate color on the coloration of two ground-hopper species. **Evolution & Development**, v. 10, n. 3, p. 350-359. 2008.

HOLLANDER, J.; ADAMS, D. C.; JOHANNESSON, K. Evolution of adaptation through allometric shifts in a marine snail. **Evolution**, v. 60, n. 12, p. 2490-2497. 2006.

HOUDE, A. E. The effects of female choice and male-male competition on the mating success of male guppies. **Animal Behaviour**, v. 36, p. 888-896. 1988.

HOVERMAN, J. T.; AULD, J. R.; RELYEA, R. A. Putting prey back together again: integrating predator-induced behavior, morphology, and life history. **Oecologia**, v. 144, p. 481-491. 2005.

HOVERMAN, J. T.; RELYEA, R. A. Survival trade-offs associated with inducible defences in snails: the roles of multiple predators and developmental plasticity. **Functional Ecology**, v. 23, p. 1179-1188. 2009.

HOWARD, R. K. The trophic ecology of caridean shrimps in an eelgrass community. **Aquatic Botany**, v. 18, p. 155-174. 1984.

HULTGREN, K. M.; STACHOWICZ, J. J. Alternative camouflage strategies mediate predation risk among closely related co-occurring kelp crabs. **Oecologia**, v. 155, p. 519-528. 2008.

HULTGREN, K. M.; STACHOWICZ, J. J. Size-related habitat shifts facilitated by positive preference induction in a marine kelp crab. **Behavior Ecology**, v. 21, p. 329-336. 2010.

JOHANESSON, K.; EKENDAHL, A. Selective predation favouring cryptic individuals of marine snails (*Littorina*). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 76, p. 137-144. 2002.

JOHNS, P. M.; MANN, K. H. An experimental investigation of juvenile lobster habitat preference and mortality among habitats of varying structural complexity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 109, p. 275-285. 1987.

JORMALAINEN, V.; TUOMI, J. Sexual differences in habitat selection and activity of the colour polymorphic isopod *Idotea baltica*. **Animal Behaviour**, v. 38, p. 576-585. 1989.

JORMALAINEN, V.; MERILAITA, S.; TUOMI, J. Differential predation on sexes affects colour polymorphism of the isopod *Idotea baltica* (Pallas). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 55, p. 45-68. 1995.

JORON, M. Polymorphic mimicry, microhabitat use, and sex-specific behavior. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 18, p. 547-556. 2005.

KEKALAINEN, J.; HUUSKONEN, H.; KIVINIEMI, V.; TASKINEN, J. Visual conditions and habitat shape the coloration of the Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.): a trade-off between camouflage and communication? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 99, n. 1, p. 47-59. 2010.

KETTLEWELL, H. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. **Heredity**, v. 9, p. 323-342. 1955.

KETTLEWELL, H. Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. **Heredity**, v. 10, p. 287-301. 1956.

LANDE, R. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. **Evolution**, v. 34, n. 2, p. 292-305. 1980.

LANDE, R.; ARNOLD, S. J. The measurement of selection on correlated characters. **Evolution**, v. 37, p. 1210-1226. 1983.

LEE, W. L. Color change and the ecology of the marine isopod *Idothea* (*Pentidothea*) *montereyensis* Maloney, 1933. **Ecology**, v. 47, n. 6, p. 930-941. 1966.

LEITE, F. P. P.; TURRA, A. Temporal variation in *Sargassum* biomass, *Hypnea* epiphytism and associated fauna. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, n. 4, p. 665-671. 2003.

LILLEBØ, A. I.; FLINDT, M. R.; PARDAL, M. A.; MARQUES, J. C. The effect of macrofauna, meiofauna and microfauna on the degradation of *Spartina maritima* detritus from a salt marsh area. **Acta Oecologica**, v. 20, p. 249-258. 1999.

LIVELY, C. M. Competition, comparative life histories, and maintenance of shell dimorphism in a barnacle. **Ecology**, v. 67, n. 4, p. 858-864. 1986a.

LIVELY, C. M. Canalization versus developmental conversion in a spatially variable environment. **The American Naturalist**, v. 128, n. 4, p. 561-572. 1986b.

MAEDA-MARTÍNEZ, A. M.; OBREGÓN, H.; DUMONT, H. J. Food-dependent color patterns in *Thamnocephalus platyurus* Packard (Branchiopoda: Anostraca); a laboratory study. **Hydrobiologia**, v. 298, p. 133-139. 1995.

MAGURRAN, A. E.; GARCIA, C. M. Sex differences in behaviour as an indirect consequence of mating system. **Journal of Fish Biology**, v. 57, p. 839-857. 2000.

MAIN, K. L. Predator avoidance in seagrass meadows: prey behavior, microhabitat selection, and cryptic coloration. **Ecology**, v. 68, n. 1, p. 170-180. 1987.

MALLET, J.; JORON, M. Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 30, p. 201-233. 1999.

MANRÍQUEZ, P. H.; LAGOS, N. A.; JARA, M. E.; CASTILLA, J. C. Adaptive shell color plasticity during the early ontogeny of an intertidal keystone snail. **PNAS**, v. 106, n. 38, p. 16298-16303. 2009.

MANTELATTO, F.; MARTINELLI, J.; GARCIA, R. Fecundity of *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from the Ubatuba region, Brazil. **Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress**, v. 1, p. 691-700. 1999.

MANTYKA, C. S.; BELLWOOD, D. R. Direct evaluation of macroalgal removal by herbivorous coral reef fishes. **Coral Reefs**, v. 26, p. 435-442. 2007.

MÄTHGER, L. M.; SHASHAR, N.; HANLON, R. T. Do cephalopods communicate using polarized light reflections from their skin? **Journal of Experimental Biology**, v. 212, p. 2133-2140. 2009.

MCNAMARA, J. C.; BOYLE, R. T. Association of a myosin motor with membrane-bounded pigment granules in freshwater shrimp chromatophores: evidence from the *Nitella* actin-cable assay. **Journal of Crustacean Biology**, v. 29, n. 3, p. 387-392. 2009.

MERILAITA, S. Crypsis through disruptive coloration in an isopod. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 265, p. 1059-1064. 1998.

MERILAITA, S.; JORMALAINEN, V. Evolution of sex differences in microhabitat choice and colour polymorphism in *Idotea baltica*. **Animal Behaviour**, v. 54, p. 769-778. 1997.

MERILAITA, S.; TUOMI, J.; JORMALAINEN, V. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 67, p. 151-161. 1999.

MONTOUCHET, P. C. G. Community of motile animals inhabiting the seaweed *Sargassum cymosum* C Agardh, at Ubatuba, SP, Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 14, p. 33-64. 1979.

NILSSON, J.; RIPA, J. The origin of polymorphic crypsis in a heterogeneous environment. **Evolution**, v. 64, n. 5, p. 1386-1394. 2010.

ORNELLAS, A. B.; COUTINHO, R. Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of a tropical fish assemblage in a seasonal *Sargassum* bed, Cabo Frio Island, **Brazilian Journal of Fisheries Biology**, v. 53, p. 198-208. 1998.

ORTH, R. J.; HECK, K. L.; VAN MONTFRANS, J. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationship. **Estuaries**, v. 7, p. 339-350. 1984.

PALMA, A. T.; STENECK, R. S. Does variable coloration in juvenile marine crabs reduce risk of visual predation? **Ecology**, v. 82, n. 10, p. 2961-2967. 2001.

PAUL, J.; NELSON, S. G.; SANGER, H. R. Feeding preferences of adult and juvenile rabbitfish *Siganus argenteus* in relation to chemical defenses of tropical seaweeds. **Marine Ecology and Progress Series**, v. 60, p. 23-34. 1990.

PAULA, E. J.; ESTON, V. R. Are there other *Sargassum* species potentially as invasive as *S. muticum*? **Botanica Marina**, v. 30, p. 405-410. 1987.

PESSANI, D.; TIRELLI, T. Chromatic patterns of the hermit crab *Calcinus tubularis* related to the occupied shell. **Hydrobiologia**, v. 557, p. 107-112. 2006.

POORE, A. G. B.; STEINBERG, P. D. Preference-performance relationships and effects of host plant choice in an herbivorous marine amphipod. **Ecological Monographs**, v. 69, n. 4, p. 443-464. 1999.

PUNZALAN, D.; RODD, F. E.; ROWE, L. Contemporary sexual selection on sexually dimorphic traits in the ambush bug *Phymata americana*. **Behavioral Ecology**, v. 19, p. 860-870. 2008.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2009.

RA'ANAN, Z.; SAGI, A. Alternative mating strategies in male morphotypes of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). **The Biological Bulletin**, v. 169, p. 592-601. 1985.

REID, D. G. Natural selection for apostasy and crypsis acting on the shell colour polymorphism of a mangrove snail, *Littoraria fzlosa* (Sowerby) (Gastropoda: Littorinidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 30, p. 1-24. 1987.

REIMCHEN, T. E. Substratum heterogeneity, crypsis, and colour polymorphism in an intertidal snail (*Littorina mariae*). **Canadian Journal of Zoology**, v. 57, n. 5, p. 1070-1085. 1979.

REIMCHEN, T. E. Shell colour ontogeny and tubeworm mimicry in a marine gastropod *Littorina mariae*. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 36, p. 97-109. 1989.

REIMCHEN, T. E.; NOSIL, P. Variable predation regimes predict the evolution of sexual dimorphism in a population of threespine stickleback. **Evolution**, v. 58, n. 6, p. 1274-1281. 2004.

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

ROHLF, F. J. **TpsRelw, relative warps analysis, version 1.46**. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. 2008.

ROHLF, F. J. **TpsUtil, file utility program, version 1.44**. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. 2009a.

ROHLF, F. J. **TpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.05**. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. 2009b.

SALEMAA, H. Geographical variability in the colour polymorphism of *Idotea baltica* (Isopoda) in the northern Baltic. **Hereditas**, v. 88, p. 165-182. 1978.

SARDÀ, F.; COMPANY, J. B.; COSTA, C. A morphological approach for relating decapod crustacean cephalotorax shape with distribution in the water column. **Marine Biology**, v. 147, p. 611-618. 2005.

SCHUBERT, N.; GARCÍA-MENDOZA, E. Carotenoid composition of marine red algae. **Journal of Phycology**, v. 42, p. 1208-1216. 2006.

SIEFERMANN-HARMS, D. The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes. **Physiologia Plantarum**, v. 69, n. 3, p. 561-568. 1987.

SLATKIN, M. Ecological causes of sexual dimorphism. **Evolution**, v. 38, n. 3, p. 622-630. 1984.

SMITH, C. M.; ALBERTE, R. S. Characterization of in vivo absorption features of chlorophyte, phaeophyte and rhodophyte algal species. **Marine Biology**, v. 118, n. 3, p. 511-521. 1994.

SNEATH, P. H. A. Trend-surface analysis of transformation grids. **Journal of Zoology**, v. 151, p. 65-122, 1967.

SOKAL, R.; ROHLF, F. J. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. 3rd ed. New York : WH Freeman and Company, 1995. 887p.

SOMERS, K. M. **Characterizing size-specific fecundity in crustaceans**. In: WENNER, A.; KURIS, A. (eds); SCHRAM, F. R. (gen ed). *Crustacean Egg Production*. Rotterdam: A. A. Balkema, 1991. 357-378p.

STEPIEN, C. A. Regulation of color morphic patterns in the giant kelpfish, *Heterostichus rostratus* Girard: genetic versus environmental factors. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 100, p. 181-208. 1986.

SZÉCHY, M. T. M.; PAULA, E. J. Macroalgas epífitas em *Sargassum* (Phaeophyta-Fucales) do litoral dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, Brasil. **Leandra**, v. 12, p. 1-10. 1997.

TANAKA, M. O.; LEITE, F. P. P. Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum*: variation on faunal groups, gammarid life habits, and assemblage structure. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 293, p. 1-22. 2003.

TEROSSI, M.; GRECO, L.; MANTELATTO, F. L. *Hippolyte obliquimanus* (Decapoda: Caridea: Hippolytidae) a gonochoric or hermaphroditic shrimp species? **Marine Biology**, v. 154, n. 1, p. 127-135. 2008.

TEROSSI, M.; MANTELATTO, F. L. Sexual ratio, reproductive period and seasonal variation of the gonochoric shrimp *Hippolyte obliquimanus* (Caridea: Hippolytidae). **Marine Biology Research**, v. 6, p. 213-219. 2010.

THÉRY, M.; CASAS, J. Predator and prey views of spider camouflage: both hunter and hunted fail to notice crab-spiders blending with coloured petals. **Nature**, v. 415. 2002.

TLUSTY, M.; HYLAND, C. Astaxanthin deposition in the cuticle of juvenile American lobster (*Homarus americanus*): implications for phenotypic and genotypic coloration. **Marine Biology**, v. 147, p. 113-119. 2005.

TRUSSELL, G. C. Predator-induced plasticity and morphological trade-offs in latitudinally separated populations of *Littorina obtusata*. **Evolutionary Ecology Research**, v. 2, p. 803-822. 2000.

UNDERWOOD, A. J.; CHAPMAN, M. G.; CROWE, T. P. Identifying and understanding ecological preferences for habitat or prey. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 300, p. 161-187. 2004.

UNDERWOOD, A. J.; CLARKE, K. R. Solving some statistical problems in analyses of experiments on choices of food and on associations with habitat. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 318, p. 227-237. 2005.

VAN VALEN, L. Morphological variation and width of ecological niche. **American Naturalist**, v. 99, p. 377–390. 1965.

WAKABARA, Y.; TARARAM, A. S; TAKEDA, A. M. Comparative study of the amphipod fauna living on *Sargassum* of two Itanhaém shores. **Brazilian Journal of Crustacean Biology**, v. 3, p. 602-607. 1983.

WEBSTER, M. M.; WARD, A. J. W.; HART, P. J. B. Shoal and prey patch choice by co-occurring fishes and prawns: inter-taxa use of socially transmitted cues. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 275, p. 203-208. 2008.

WEST- EBERHARD, M. **Developmental plasticity and evolution**. Oxford: Oxford University Press, 2003. 794p.

WILSON, R. P. Substrate selection and decorating behavior in *Acanthonyx petiveri* related to exoskeleton color (Brachyura, Majidae). **Crustaceana**, v. 52, n. 2, p. 135-140. 1987.

WOLF, F. Red and green colour forms in the common shore crab *Carcinus maenas* (L.) (Crustacea: Brachyura: Portunidae): theoretical predictions and empirical data. **Journal of Natural History**, v. 32, p. 1807-1812. 1998.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 4th ed. New Jersey: Prentice-Hall, 1999. 663p.

ZELDITCH, M.; SWIDERSKI, D.; SHEETS, D. H.; FINK, W. **Geometric Morphometrics for Biologists: A primer**. New York: Elsevier Academic Press, 2004. 443 p.

ZUPO, V; NELSON, W. G. Factors influencing the association patterns of *Hippolyte zostericola* and *Palaemonetes intermedius* (Decapoda: Natantia) with seagrasses of the Indian River Lagoon, Florida. **Marine Biology**, v. 134, p. 181-190. 1999.