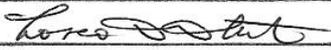


UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



SILVANA GOMES LEITE SIQUEIRA

**“BIOLOGIA POPULACIONAL E FECUNDIDADE DO
ENDOBIONTE *LEUCOTHOE* SP. (CRUSTACEA, AMPHIPODA,
LEUCOTHOIDAE) ASSOCIADO À *PHALLUSIA NIGRA*
(CHORDATA, TUNICATA) DO CANAL DE SÃO SEBASTIÃO,
LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
SILVANA GOMES LEITE SIQUEIRA

e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação de Mestrado
apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do
Título de Mestre em Ecologia

Orientadora: Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite

Campinas, 2007

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

Si75b	<p>Siqueira, Silvana Gomes Leite Biologia populacional e fecundidade do endobionte <i>Leucothoe</i> sp. (Crustacea, Amphipoda, Leucothoidae) associado à <i>Phallusia nigra</i> (Chordata, Tunicata) do Litoral Norte do Estado de São Paulo / Silvana Gomes Leite Siqueira. – Campinas, SP: [s.n.], 2007.</p> <p>Orientadora: Fosca Pedini Pereira Leite. Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.</p> <p>1. Ecologia marinha. 2. População - Biologia. 3. Razão sexual. 4. Reprodução. 5. Simbiose. I. Leite, Fosca Pedini Pereira. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.</p>
--------------	--

Título em inglês: Population biology and fecundity of *Leucothoe* sp. (Crustacea, Amphipoda, Leucothoidae) associated to *Phallusia nigra* (Chordata, Tunicata) from the northern coast of the State of São Paulo.

Palavras-chave em inglês: Marine ecology; Population biology; Sex-ratio; Reproduction; Symbiosis.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Mestre em Ecologia.

Banca examinadora: Fosca Pedini Pereira Leite, Antonia Cecilia Zacagnini Amaral, Giuliano Buzá Jacobucci.

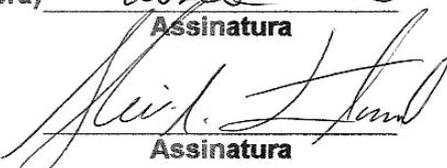
Data da defesa: 27/02/2007.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

Campinas, 27 de fevereiro de 2007

Banca Examinadora

Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite (Orientadora) 
Assinatura

Profa. Dra. Antonia Cecilia Zacagnini Amaral 
Assinatura

Prof. Dr. Giuliano Buzá Jacobucci 
Assinatura

Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka

Assinatura

Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte

Assinatura

**Dedico este trabalho a toda minha família
especialmente ao meu querido marido
Marcos e ao meu adorável filho Gabriel.**

AGRADECIMENTOS

A minha querida orientadora Profa. Fosca Pedini Pereira Leite, que me recebeu com muito carinho a seis anos atrás, meu imenso agradecimento por todos os seus ensinamentos além da sua grande amizade e apoio nos momentos difíceis aos quais passei.

A Profa. Antonia Cecília Zacagnini Amaral, a quem por várias vezes eu pedia ajuda e ela, sempre disposta a me ajudar, meus sinceros agradecimentos.

A minha grande amiga Alessandra Pereira Majer pelo apoio incondicional durante a realização do meu trabalho, pelos momentos de descontração durante os períodos de coleta, pelas conversas e discussões entre outras coisas.

Ao amigo Paulo Henrique Cardoso Peixoto por toda ajuda com a parte estatística da dissertação.

Ao Márcio Reis Custódio por ter cedido gentilmente sua casa em São Sebastião.

A Marcela e Guilherme, amigos que por várias vezes me fizeram companhia.

Aos amigos Milena e Danilo pelas conversas e por proporcionarem um ambiente descontraído para o desenvolvimento deste trabalho.

A Priscila, Carol, Mirna, Nara e Débora por me ajudarem durante o período de coleta.

Aos colegas Fábio, Leo, Tati, Daniel, Cau entre outros que de uma forma ou de outra contribuíram para realização deste trabalho.

Aos membros da Pré-Banca Dr. Marcel Okamoto Tanaka, Dr. Giuliano Buzá Jacobucci e Dra. Antonia Cecilia Zacagnini Amaral, pelas valiosas críticas e sugestões.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro.

Aos docentes do Curso de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da UNICAMP pela grande contribuição a minha formação profissional.

A Maria Célia Duarte Pio, secretária da Pós-Graduação em Ecologia, que sempre esteve disposta a esclarecer todas as minhas dúvidas sobre assuntos burocráticos e pelos lembretes.

Ao Fundo de Amparo ao Ensino e à Pesquisa (FUNCAMP) pela concessão de auxílio para realização das coletas deste trabalho.

SUMÁRIO

Resumo.....	viii
Abstract.....	ix
Introdução geral.....	1
Capítulo 1: Biologia populacional de <i>Leucothoe</i> sp. associado a <i>Phallusia nigra</i>	4
Introdução.....	4
Materiais e Métodos.....	6
Resultados.....	13
Discussão.....	23
Capítulo 2: Fecundidade e dimorfismo sexual de <i>Leucothoe</i> sp. associado a <i>Phallusia nigra</i>	31
Introdução.....	31
Materiais e Métodos.....	32
Resultados.....	36
Discussão.....	46
Considerações finais.....	52
Referências Bibliográficas.....	54

RESUMO

Este estudo teve como objetivo caracterizar a biologia populacional e a fecundidade do camarão *Leucothoe* sp. associado à ascídia *Phallusia nigra* no Canal de São Sebastião, Litoral Norte do Estado de São Paulo. A estrutura populacional, crescimento, razão sexual, fecundidade, dimorfismo sexual e mortalidade deste anfípode foram observadas bimestralmente em oito costões do infralitoral e relacionados com a temperatura da água e a biomassa das ascídias. Em cada período e local foram coletadas três ascídias. Indivíduos de todos os estágios de desenvolvimento de *Leucothoe* sp. foram encontrados associados a *P. nigra*, caracterizando o ambiente como estável e propício para a sua reprodução e alimentação. A associação não variou no período de estudo, não foi influenciada pela biomassa da ascídia e nem pela temperatura da água. A maior parte da população de *Leucothoe* sp. foi composta de jovens. O menor número de indivíduos adultos pode estar relacionado a fatores como mortalidade e à busca dos jovens por novos hospedeiros. Os dados referentes à estrutura de tamanho e crescimento indicam que *Leucothoe* sp. pode viver entre 7,2 e 11 meses caracterizando um ciclo de vida semi-anual. A razão sexual de *Leucothoe* sp. foi desviada a favor das fêmeas, fato provavelmente relacionado com migração e mortalidade diferencial dos machos. A reprodução de *Leucothoe* sp. é contínua e a fecundidade está positivamente relacionada com o tamanho do corpo, como é freqüente entre os camarões. Machos e fêmeas de *Leucothoe* sp. apresentam diferenças morfológicas nos segundos gnatópodo indicando a presença de dimorfismo sexual.

ABSTRACT

The aim of this study was to characterize the population biology and the fecundity of the gammaridean amphipod *Leucothoe* sp. associated to the ascidia *Phallusia nigra* on the Channel of São Sebastião, situated in the north coast of Estado de São Paulo, analyzing aspects such as population structure, growth, sex-ratio, fecundity, sexual dimorphism and mortality of this amphipod. Every two months, three ascidians had been collected in the sub littoral of eight rocky coasts of the Channel. The results were related with the temperature of the water and the biomass of the ascidian. Individuals of all development stages of *Leucothoe* sp. had been found associated with the *P. nigra*, characterizing this host as a steady and propitious environment for its reproduction and feeding. The association did not vary with the study period and wasn't influenced by the biomass of the ascidians or by the water temperature. Most of the population of *Leucothoe* sp. inside *P. nigra* was composed by juveniles. The reduced number of adults can be related to the increase of mortality and to the exit of the juveniles for searching new hosts. The data related to the population, size structure and growth indicate that *Leucothoe* sp. can live from 7.2 to 11 months characterizing an semi-annual life cycle. The sex-ratio of *Leucothoe* sp. was deviated in favor of the females, fact probably related with migration and differential mortality of the males. The reproduction of *Leucothoe* sp. is continuous and the fecundity is positively related with body size, an usual pattern for gammarideans. Males and females of *Leucothoe* sp. present sexual dimorphism with morphologic differences in the second gnathopods.

INTRODUÇÃO GERAL

Os crustáceos marinhos, tais como camarões, caranguejos, anfípodes, isópodes e copépodes, freqüentemente são encontrados desenvolvendo algum tipo de associação simbiótica com outras espécies de invertebrados tanto em ambientes tropicais como temperados (Poore *et al.* 2000; Thiel & Baeza 2001, Bezerra & Coelho 2006).

Entre os invertebrados que atuam como hospedeiros desta rica fauna destacam os equinodermos (Bell 1984), moluscos (Vader & Beehler 1983; Jacobi 1987; Svane & Setyobudiandi 1996), esponjas (Ortiz 1975; Peattie & Hoare 1981; Westinga & Hoetjes 1981; Duarte & Nalesso 1996; Thiel 2000; Ribeiro *et al.* 2003; Bezerra & Coelho 2006), ascídias (Ortiz 1975; Svavarsson 1990; Dalby 1996; Thiel 1999 e 2000; Sepúlveda *et al.* 2003); poliquetas (Nelson & Demetriades 1992; Nalesso *et al.* 1995), briozoários (Duarte & Morgado 1983; Morgado & Tanaka 2001), anêmonas (Ortiz 1975; Baeza *et al.* 2001), corais (Lyons & Myers 1993; Nogueira 2003) e cracas (Oliveira 2004). Estes hospedeiros constituem um importante recurso, por proporcionar aos crustáceos associados ambiente para alimentação, reprodução, moradia e refugio contra predadores e estresse físico (Peattie & Hoare 1981; Vader & Beehler 1983; Costello & Myers 1987; Voultsiadou-Koukoura *et al.* 1987; Duarte & Nalesso 1996; Duffy 1996). Alguns destes hospedeiros podem proporcionar ao mesmo tempo tanto abrigo contra predadores como local de alimentação e reprodução (Ortiz 1975, Peattie & Hoare 1981; Svavarsson 1990; Thiel 1999 e 2000; Baeza & Thiel 2000; Thiel & Baeza, 2001; Duffy 2002).

Vários tipos de associações simbióticas como parasitismo (Ortiz 1975; Duarte & Morgado 1983; Oliveira & Masunari 2006), mutualismo (Castro 1978; Hamel *et al.* 1999) e

comensalismo (Ortiz 1975; Svavarsson 1990; Dalby 1996; Thiel 1999; Thiel 2000; Baeza *et al.* 2001; Sepúlveda *et al.* 2003) entre crustáceos e seus hospedeiros já foram descritas. Tem sido observado que fatores relacionados à morfologia (Peattie & Hoare 1981, Duarte & Nalesso 1996; Ribeiro *et al.* 2003; Sepúlveda *et al.* 2003), tamanho (Ortiz 1975; Dalby 1996; Thiel & Baeza 2001; Duarte & Nalesso 1996; Ribeiro *et al.* 2003); distribuição e ciclo de vida (Thiel 1999, Baeza *et al.* 2001; Thiel & Baeza; 2001; Duffy 2002) dos hospedeiros influenciam tanto no número de espécies como na quantidade de organismos associados.

Dentre os macroinvertebrados, as ascídias e esponjas constituem moradias relativamente estáveis e de longo prazo (Vader & Beehler 1993; Erdman & Blake 1987; Shuster 1987; Duffy 1996; Thiel 1999) pelo fato de apresentarem espaços internos onde se instalam crustáceos endobiontes (Bezerra & Coelho 2006). Nestas cavidades internas, os crustáceos associados podem completar seu ciclo de vida (Ortiz 1975; Svavarsson 1990; Dalby 1996; Thiel 1999; Thiel 2000; Baeza *et al.* 2001; Sepúlveda *et al.* 2003), estabelecer relações complexas que envolvem formação de uma sociedade (e.g. camarões *Synalpheus*, Duffy 2002), interações agonísticas (e.g. *Paracerceis sculpta*, Shuster 1987) e de especificidade (e.g. copépodes, Dalby 1996).

Phallusia nigra é uma ascídia solitária bastante comum no Litoral Norte do Estado de São Paulo, principalmente na região do Canal de São Sebastião (Rodrigues *et al.* 1998; Rocha *et al.* 1999; Lotufo 2002) encontrada fixa a substrato consolidado como rochas até uma profundidade de 10 metros (Rocha *et al.* 1999). A associação entre *P. nigra* e *L. spinicarpa* já foi descrita na plataforma continental de Cuba (Ortiz 1975) e na costa da Flórida nos Estados Unidos (Thiel 1999), porém, existem indicações de que um número desconhecido de espécies tem sido agrupado sob a denominação *L. spinicarpa* (Thiel 2000; Thomas & Klebba 2006), formando assim, um complexo de espécies.

Ao identificar a espécie de *Leucothoe* que ocorre no interior do cesto faríngeo *P. nigra* do Canal de São Sebastião percebeu-se que os indivíduos inicialmente identificados como *L. spinicarpa* apresentavam diferenças morfológicas sensíveis em relação ao descrito por vários autores (Barnard & Karaman 1991; Serejo 1998b; Krapp-Schickel & Menioui 2005) assim, optou-se por denominá-la *Leucothoe* sp. até a sua completa identificação. Deste modo, procurou-se neste estudo observar aspectos da biologia, distribuição e reprodução de *Leucothoe* sp. que vive associado a *Phallusia nigra* no Litoral Norte do Estado de São Paulo visando contribuir para o conhecimento desta espécie. Os resultados obtidos são apresentados em dois capítulos.

No primeiro capítulo objetivou-se caracterizar a associação entre o *Leucothoe* sp. e *P. nigra* em vários pontos do Canal de São Sebastião bem como estudar a variação temporal da biologia populacional do leucotoídeo em relação à estrutura populacional, crescimento, razão sexual, longevidade e mortalidade

O capítulo 2 foi elaborado visando caracterizar aspectos da reprodução de *Leucothoe* sp., enfocando a fecundidade e o dimorfismo sexual.

CAPÍTULO 1: BIOLOGIA POPULACIONAL DE *LEUCOTHOE* SP. ASSOCIADO A *PHALLUSIA NIGRA*.

INTRODUÇÃO

Anfípodes gamarídeos formam um dos mais importantes grupos de crustáceos tanto em termos de abundância como em riqueza de espécies (Thomas 1993; Poore *et al.* 2000)

Em ambientes marinhos, estes animais são encontrados vivendo associados a outros organismos tanto como epibiontes de algas (Poore *et al.* 2000; Tanaka & Leite 2003; Jacobucci 2005), gramas marinhas (Heck & Wetstone 1977; Scipione 1998) e bivalves (Jacobi 1987; Svane & Setyobudiandi 1996) como também endobiontes de esponjas (Ortiz 1975; Peattie & Hoare 1981; Westinga & Hoetjes 1981; Costello & Myers 1987; Duarte & Nalesso 1996; Thiel 2000; Ribeiro *et al.* 2003) e ascídias (Ortiz 1975; Svavarsson 1990; Dalby 1996; Thiel 1999 e 2000; Sepulveda *et al.* 2003). Estes hospedeiros constituem um importante recurso para uma grande variedade de associações simbióticas, proporcionando abrigo contra predadores, local de alimentação, reprodução e moradia (Peattie & Hoare 1981; Vader & Beehler 1983; Costello & Myers 1987; Hay *et al.* 1987; Voultsiadou-Koukoura *et al.* 1987; Hay & Duffy 1990; Martin-Smith 1993; Duarte & Nalesso 1996; Duffy 1996). Sendo assim, estes animais podem desenvolver relações complexas que envolvem parasitismo, herbivoria e comensalismo com seus hospedeiros.

A associação entre os anfípodes da família Leucothoidae e outros invertebrados é bem conhecida (Barnard & Karaman 1991), destacando-se o conhecimento sobre

Leucothoe spinicarpa Abildgaard que é freqüentemente encontrado associado a esponjas e ascídias, (Ortiz 1975; Biernbaum 1981; Dalby 1996; Thiel 1999; 2000), também pode ocorrer em algas (Poore *et al.* 2000; Tanaka & Leite 2003; Jacobucci 2005) ou livremente no sedimento (Ortiz 1975, Krapp-Schickel & Menioui 2005).

Este crustáceo geralmente vive se alimenta e reproduz no interior destes hospedeiros (Ortiz 1975) onde estabelece relações sociais de variado grau de complexidade principalmente quando associado a ascídias. Nesta relação, já foi registrada a ocorrência de cuidado parental, isto é, formas jovens de *L. spinicarpa* permanecem junto com suas mães nas ascídias até atingir a maturidade (Thiel 1999; 2003) podendo, mesmo, “herdar” a ascídia que ocupam, depois da morte de seus pais (Thiel 1999).

Leucothoe spinicarpa é considerada cosmopolita (Barnard 1974; Ortiz 1975), ocorrendo do infralitoral até 4000 m de profundidade (Thomas & Klebba 2006). Essa amplitude em termos de distribuição é rara, entre os anfípodes (Krapp-Schickel & Menioui 2005), o que pode indicar que um número desconhecido de espécies tem sido agrupado sob a denominação *L. spinicarpa* (Thiel 2000; Krapp-Schickel & Menioui 2005; Thomas & Klebba 2006), formando assim, um complexo de espécies morfológicamente muito semelhantes.

Em uma investigação realizada no norte do Caribe foram identificadas 12 novas espécies do gênero *Leucothoe*, todas inicialmente agrupadas como *L. spinicarpa* em estudos anteriores realizados no local (Thomas & Klebba 2006). No Brasil, Serejo (1998b), após uma revisão, identificou seis espécies de *Leucothoe* e não somente três espécies como eram relatadas anteriormente. Assim a riqueza da família Leucothoidae parece estar subestimada, existindo um número desconhecido de espécies crípticas que podem ser encontradas em vários habitats marinhos (Thomas & Klebba 2006).

No Canal de São Sebastião, Litoral Norte do Estado de São Paulo é possível encontrar no interior do cesto faríngeo de *P. nigra* uma espécie de *Leucothoe* diferente das demais espécies descritas deste gênero quando comparada com do com dados publicados. Este leucotoídeo apresenta coloração branca translúcida com uma faixa avermelhada entre tórax e abdome, ornamentações na palma do própodo do segundo gnatópodo e no carpo, além de flagelo acessório com um artigo no primeiro par de antenas. Estas características permitem diferenciar este anfípode, de outros leucotoídeos encontrados associados à ascídias, incluindo de *P. nigra* (Thiel 1999; 2000) de outras localidades.

Assim, com objetivo de ampliar o conhecimento sobre o gênero *Leucothoe* e, em particular, de *Leucothoe* sp. que ocorre associado à ascídia *Phallusia nigra* do Canal de São Sebastião, estudou-se sua biologia populacional do gamarídeo a variação temporal da associação com a ascídia Para tanto, foram observadas a estrutura de tamanho, crescimento, razão sexual, longevidade e mortalidade de *Leucothoe* sp. durante o período de um ano em oito locais diferentes do Canal de São Sebastião.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

As coletas foram realizadas na região sul do Canal de São Sebastião, localizado no Litoral Norte do Estado de São Paulo, canal que separa a Ilha de São Sebastião, (município de Ilhabela) do continente (Arasaki *et al.* 2004) (Figura 1). Este canal tem como limite norte a Ponta das Canas (45° 21' W; 23° 43' S) e ao sul a Ponta da Sela (45° 27' W; 23° 53' S) (Denadai 1997). Apresenta uma extensão de 25 km, largura de 6 a 7 km nas

duas entradas, estreitando-se para 2 km na região central, onde sua profundidade máxima pode alcançar 50 metros (Silva 1995; Arasaki *et al.* 2004). O canal possui uma paisagem bastante heterogênea, constituída de praias intercaladas por costões proeminentes e muitas vezes extensos (Rocha 1988). Estes costões normalmente apresentam um lado mais exposto à movimentação de água e outro lado mais protegido, onde se acumulam pequenos blocos de rocha na frente do costão (Giordano 1986).

Esta região sofre influência de três diferentes massas de água, a Água Central Atlântico Sul (ACAS) com temperatura e salinidade baixas, a Água Tropical (AT) com temperatura e salinidade altas e a Água Costeira (AC) com temperatura alta e salinidade baixa, em diferentes períodos do ano (Castro-Filho *et al.* 1987; Arasaki *et al.* 2004).

Procedimentos de coleta e tratamento dos dados

As coletas foram realizadas no infralitoral entre 1 e 4 metros de profundidade através de mergulho livre em 8 costões da região sul do Canal de São Sebastião (Figura 1; Tabela 1). A determinação destes pontos se deu inicialmente pela presença da ascídia *Phallusia nigra* e posteriormente por meio de sorteio. Cada ponto foi considerado como uma réplica do domínio amostral, neste caso o Canal de São Sebastião. Dentre os pontos de amostragem, quatro (Figura 1A - D; Tabela 1) estavam localizados no município de São Sebastião (continente) e quatro na Ilha de São Sebastião, município de Ilhabela (Figura 1E - H; Tabela 1).

Em cada costão foi estabelecida uma faixa a partir da linha d'água, de 45 m de extensão por 4 metros de profundidade na qual foram coletadas aleatoriamente,

bimestralmente, três ascídias (por meio de sorteio), entre setembro de 2004 e julho de 2005.

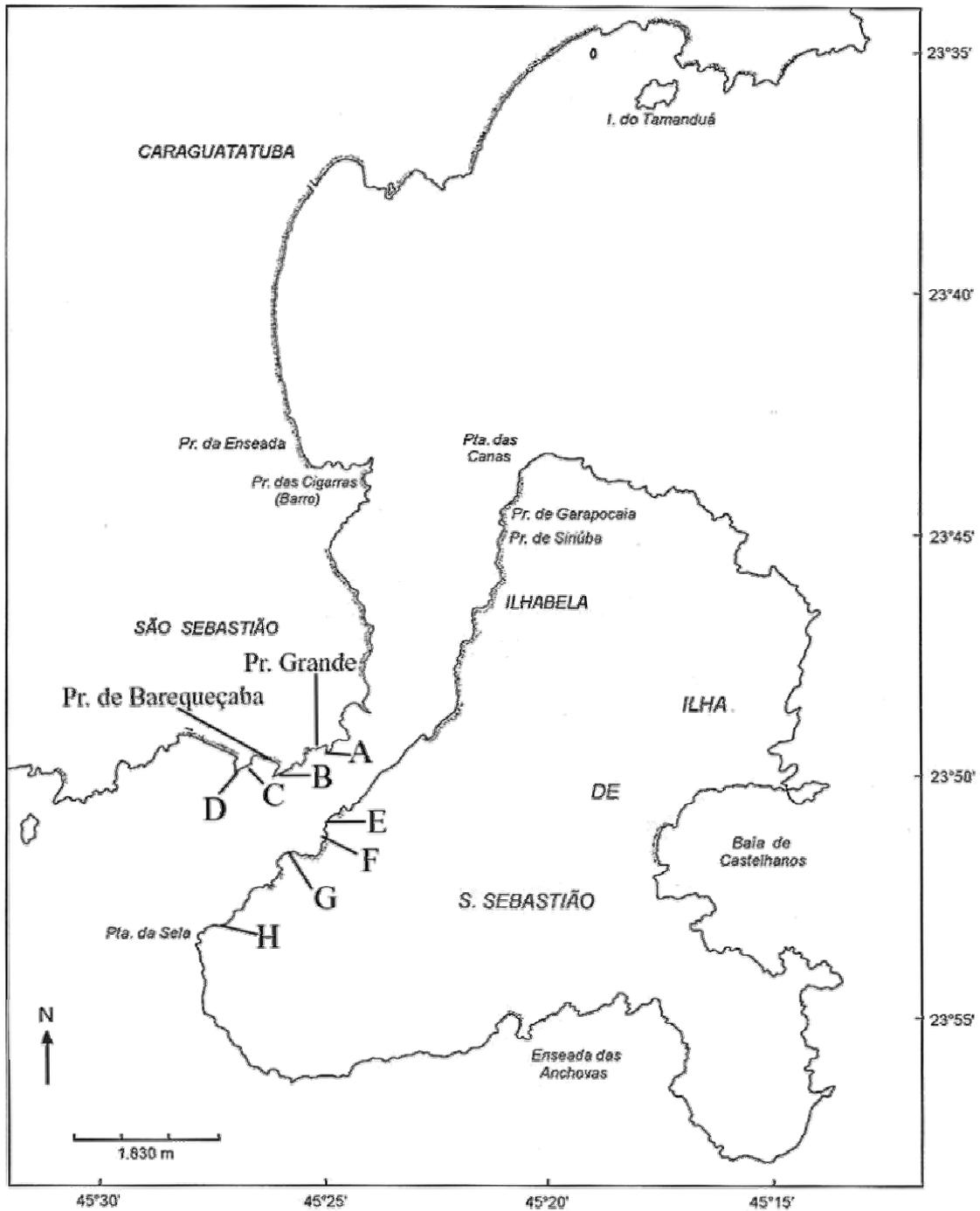


Figura 1: Mapa do Canal de São Sebastião, litoral norte do Estado de São Paulo evidenciando os pontos de amostragem. Modificado de Denadai (2001).

Tabela 1: Coordenadas geográficas dos costões amostrados no Canal de São Sebastião e suas localizações conforme a Carta Náutica de nº 1644 publicada em 10 de novembro de 1985 pela Diretoria de Hidrografia e Navegação.

Costões	Localização	Coordenadas Geográficas	
A	Costão norte da Praia da Grande (São Sebastião)	S 23°49'46"	W 45°24'83"
B	Costão norte da Praia de Barequeçaba (São Sebastião)	S 23°49'99"	W 45°25'93"
C	Costão sul da Praia de Barequeçaba (São Sebastião)	S 23°49'71"	W 45°26'35"
D	Ilha de Itaçucê (São Sebastião)	S 23°49'87"	W 45°26'60"
E	Costão da Ponta do Urubu (Ilhabela)	S 23°50'53"	W 45°24'46"
F	Costão da Ilha da Prainha (Ilhabela)	S 23°51'181"	W 45°25'46"
G	Costão sul da Praia Grande (Ilhabela)	S 23°51'51"	W 45°25'58"
H	Costão da Ponta da Figueira (Ilhabela)	S 23°53'05"	W 45°27'09"

Cada indivíduo de *P. nigra* foi envolvido individualmente em sacos plásticos com água do mar e removido do substrato com o auxílio de uma espátula. Após este procedimento, as amostras foram levadas ao laboratório para fixação com álcool a 70%. Posteriormente, as ascídias foram dissecadas com o auxílio de microscópio estereoscópico (Zeiss SV11) para retirada dos gamarídeos endobiontes *Leucothoe* sp., que foram preservados em álcool a 70%. Posteriormente para cada ascídia foi obtido o peso seco (biomassa em gramas) após um período de secagem de 24 horas em estufa a 70°C (Dalby 1996; Thiel 1999).

Os leucotoídeos associados tiveram seus comprimentos corporais medidos (distância em mm entre a base do primeiro par de antenas e a inserção do télson) através do sistema de análise de imagem (KS100 -Zeiss). As imagens foram capturadas por de uma câmera de vídeo acoplada ao microscópio estereoscópico (Zeiss SV110). Estes animais foram separados em machos, fêmeas e jovens. Fêmeas de *Leucothoe* sp. foram identificadas pela presença de oostégitos e os machos pela presença da papila genital. As fêmeas foram ainda classificadas em ovígeras e não ovígeras (Jacobucci *et al.* 2002). As fêmeas ovígeras foram identificadas pela presença de ovos e ou embriões no marsúpio e as fêmeas não ovígeras por sua vez foram separadas de acordo com o estágio de desenvolvimento dos oostégitos em: (A) fêmeas imaturas - quando os oostégitos eram pequenos e em processo de desenvolvimento (Figura 2-A a C), (B) fêmeas maduras - quando os oostégitos eram desenvolvidos, grandes e cerdosos (Figura 2-D) (Prato & Biandolino, 2006). Foram considerados jovens todos os anfípodes encontrados livres no interior do cesto faríngeo das ascídias com tamanho inferior a 2,5 mm. Este critério foi adotado tendo em vista à dificuldade inerente a sexagem.

As densidades de *Leucothoe* sp. foram obtidas dividindo-se o número total de indivíduos pelo peso seco (em gramas) de cada ascídia sendo que cada ascídia foi considerada como uma amostra.

Para avaliar possíveis diferenças nas densidades de *Leucothoe* sp (nº por peso seco em g de *P. nigra*), entre os períodos de coleta e entre os pontos de amostragem foi realizada análise de variância (ANOVA) de dois fatores (períodos e pontos). O possível efeito da biomassa das ascídias no número de *Leucothoe* sp. entre os períodos de coleta também foi investigado através de análise de variância de dois fatores (biomassa e período de coleta).

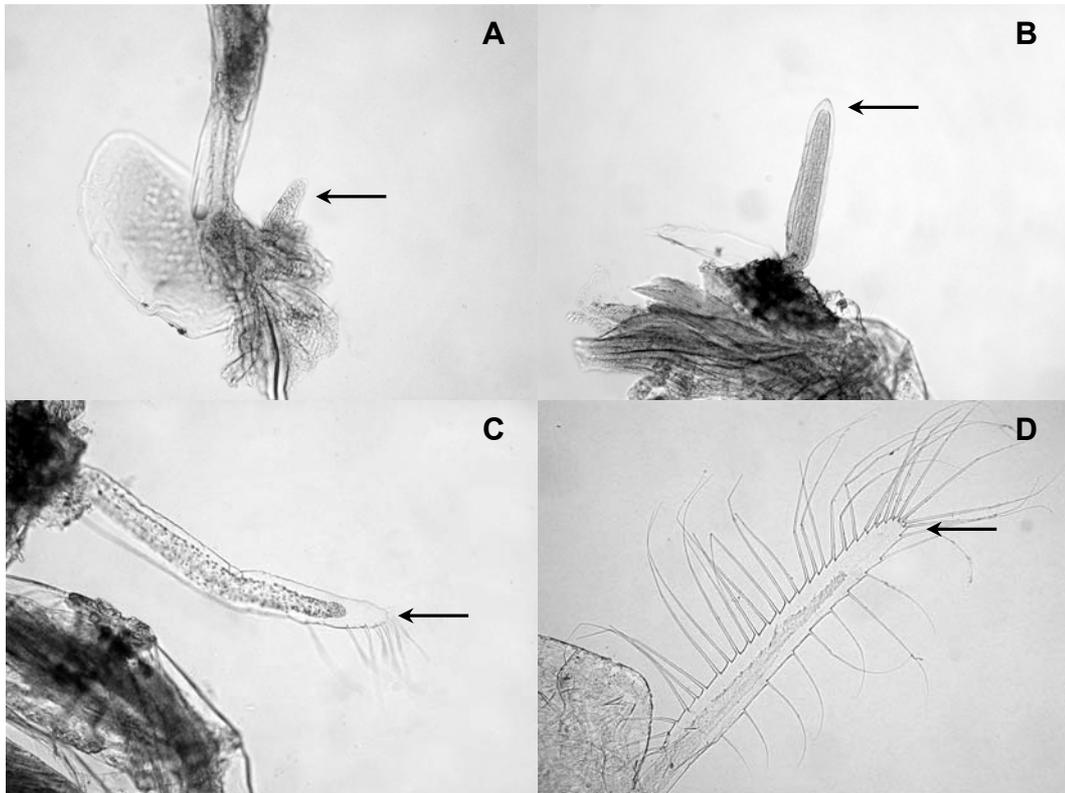


Figura 2: Variação na morfologia dos oostégitos de acordo com seu estágio de maturação. A - C: oostégito imaturo (em desenvolvimento); D: oostégito maduro (totalmente desenvolvido). Setas indicam o oostégito.

Diferenças entre os tamanhos de machos e fêmeas entre os períodos de coleta foram testada por meio de ANOVA de dois fatores (sexo e período). Todos os dados foram avaliados quanto à normalidade e homogeneidade de variâncias (Zar 1996).

A razão sexual (fêmeas/ machos) da população foi estimada e comparada com a razão 1:1 esperada pela seleção sexual (Fisher 1930) na população e entre os tamanhos dos gamarídeos por meio de teste de χ^2 (qui-quadrado).

Para a determinação da estrutura de tamanho, as medidas obtidas de *Leucothoe* sp (comprimento corporal) foram organizadas em classes de tamanho, com intervalos de 0,5mm, em cada período de coleta. Adicionalmente, com esta distribuição de frequências

de comprimento corporal foi realizada uma análise de progressão modal, segundo o método de Bhattacharya (1967), que permite separar componentes modais, assumindo-se os componentes modais indiquem diferentes coortes anuais.

Para a obtenção dos parâmetros de crescimento populacional foi utilizada a Função de Crescimento de Von Bertalanffy (VBGF) que analisa as distribuições das classes de tamanho ao longo do tempo através da rotina ELEFAN I (Electronic Length Frequency Analysis) do pacote estatístico FISAT II (Gayanilo & Pauly, 1997). Inicialmente foi utilizada a função de crescimento de von Bertalanffy (VBGF) com oscilação sazonal de acordo com Gayanilo & Pauly (1997):

$$L_t = L_\infty \left[1 - e^{-K(t-t_0) - (CK/2\pi)[\sin 2\pi(t-WP+0.5) - \sin 2\pi(t_0-WP+0.5)]} \right]$$

Onde L_t é o comprimento corporal (mm) na idade t , L_∞ é o comprimento máximo teórico atingido (comprimento assintótico); K , a constante de crescimento ou parâmetro de curvatura de von Bertalanffy, t_0 , a idade com comprimento zero ($L_{t_0} = 0$); C , a constante de oscilação sazonal do crescimento (0, mínimo; 1, máximo) e WP ("Winter point") a proporção do ano na qual o crescimento é mínimo.

Três estimativas de longevidade foram realizadas: duas delas foram obtidas considerando o tempo para um determinado indivíduo desta população, alcançar a classe de tamanho na qual 95 e 99% dos indivíduos da população esteve representada. Estas estimativas foram calculadas utilizando a equação descrita acima.

A terceira estimativa de longevidade foi calculada através da curva de captura convertida em comprimento (tamanho) ('length converted catch curve'), proposta por Gayanilo e Pauly (1997), que se baseia nos parâmetros de VBGF e é dada pela seguinte equação:

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

Onde t é o tempo; N_t é o número de indivíduos no tempo t e N_0 o número de indivíduos em t_0 .

A taxa de mortalidade (Z) foi calculada por meio de regressão linear obtida na curva de captura convertida em comprimento ('length converted catch curve') fornecida pelo programa FISAT II (Gayanilo & Pauly 1997) que estima Z pela equação:

$$\ln(N) = g - Zt' \quad (Z = b)$$

Onde N é o número de indivíduos, g é o ponto de intersecção da regressão, Z , em módulo, mortalidade total, e t , a idade estimada para cada coorte (Gayanilo & Pauly 1997).

Os dados referentes à temperatura da água do canal dos meses de coleta foram fornecidos pelo Centro de Biologia Marinha (CEBImar) da USP. Estas temperaturas foram avaliadas através de ANOVA de um fator (período) para verificar possíveis diferenças. Para tanto foram utilizadas as temperaturas diárias de cada mês amostrado. Com o resultado desta análise foi realizada outra ANOVA (de um fator) para avaliar o possível efeito da temperatura da água sobre o número de indivíduos de *Leucothoe* sp. associado.

RESULTADOS

Distribuição temporal

Foi encontrado um total de 1557 indivíduos de *Leucothoe* sp. no interior dos cestos faríngeos de 139 ascídias das 144 coletadas. Dentre os cinco indivíduos de *Phallusia nigra* que não continham *Leucothoe* sp. endobiontes, três destes foram coletados em setembro nos costões A, E, H, e os outros dois, no mês novembro no costão G e no mês

de julho de 2005 no costão B (Tabela 2). Desta forma, indivíduos de *Leucothoe* sp. estiveram presentes em cerca de 96,5 % das ascídias.

Tabela 2: Número total de *Leucothoe* sp. por ascídias em cada ponto (costões A - H) nos meses de coleta (setembro de 2004 a julho de 2005).

Pontos de coletas	Setembro	Novembro	Janeiro	Março	Maiο	Julho
A	19	16	40	8	5	3
	2	4	8	17	11	3
	0	15	12	7	22	15
B	11	7	5	10	5	0
	22	7	3	42	4	3
	3	13	18	3	21	8
C	9	8	5	1	5	2
	14	2	18	11	10	37
	5	1	5	7	13	1
D	56	2	5	23	3	8
	7	1	9	10	5	11
	7	16	8	4	25	2
E	4	2	19	14	2	3
	17	3	8	10	8	11
	0	25	4	10	7	8
F	11	16	18	9	13	11
	30	19	32	7	6	17
	37	1	24	22	11	46
G	5	5	3	4	6	2
	7	0	5	6	12	4
	8	4	11	4	13	1
H	6	2	51	15	5	6
	0	5	5	7	15	5
	19	3	11	19	10	37
Total	299	177	327	270	237	244

O número de *Leucothoe* sp. associado por ascídia foi variável (Tabela 2), sendo o valor máximo, 56 indivíduos, observado em setembro de 2004. Entretanto, não foi observada influência da biomassa de *P. nigra* sobre o número de indivíduos associados durante os meses de coleta ($F_{5,132} = 0,86$; $p = 0,35$).

A temperatura média da água durante os meses apresentou diferenças significativas ($F_{5,178} = 78,6$; $p < 0,01$) (Figura 3), sendo que a maior temperatura foi registrada no mês de

março de 2005 (25,2 °C) e a menor em julho (21,9 °C) de 2005. Apesar disso, não foi obtida relação entre a variação de temperatura média e o número de indivíduos de *Leucothoe* sp. associados as ascídias ($F_{5,132} = 0,51$; $p = 0,76$).

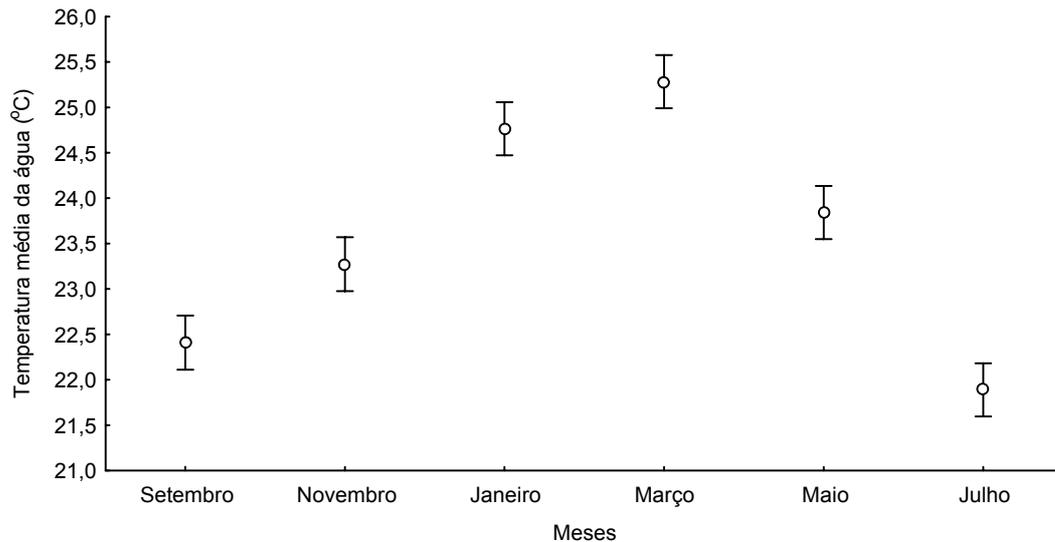


Figura 3: Temperatura média da água (barras verticais representam 95% do intervalo de confiança, $n=30$ para cada mês) dos meses de coleta (setembro de 2004 a julho de 2005).

As densidades médias de *Leucothoe* sp. não variaram significativamente entre os períodos de amostragem ($F_{5,96} = 0,79$; $p = 0,55$) e entre os costões ($F_{5,96} = 1,49$; $p = 0,18$), embora tenha sido observado um leve aumento na densidade média total ($\bar{X} = 18,96 \pm 4,73$ indivíduos) destes anfípodes associados a *P. nigra* no mês de janeiro de 2005 (Figura 4).

A freqüência relativa das fêmeas ovígeras e não ovígeras (imaturas e maduras) pode ser observada na figura 5, bem como a freqüência de jovens e machos entre os meses de amostragens.

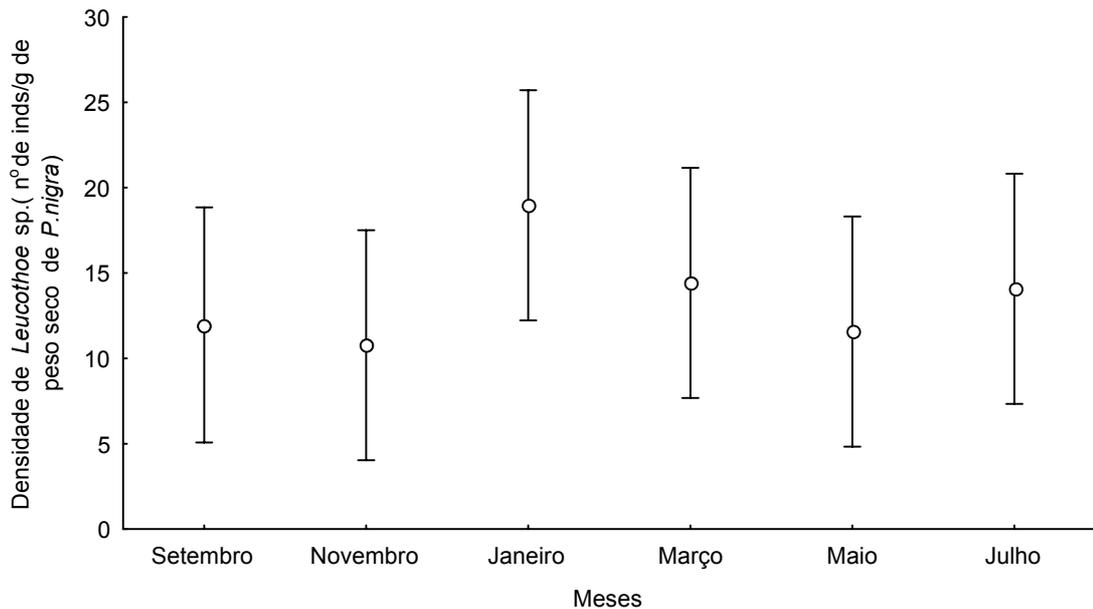


Figura 4: Variação da densidade média de *Leucothoe* sp. (nº de inds/ peso seco de *P. nigra*) (barras verticais representam 95% do intervalo de confiança) entre os meses de amostragem (setembro de 2004 a julho de 2005).

Leucotoídeos jovens constituíram cerca de 65% da população em maio de 2005, porém não houve variação significativa no número de jovens entre os meses de amostragem ($F_{5,89} = 0,33$; $p=0,89$). Machos foram mais freqüentes em novembro de 2004.

As fêmeas imaturas foram mais representativas dentre todas as fêmeas e cerca de 6% da população foi constituída por fêmeas maduras. Fêmeas ovígeras apresentaram uma maior freqüência relativa (10%) em novembro de 2005, no entanto, estiveram presentes durante todos os meses.

Razão sexual

O número de fêmeas (446 indivíduos) foi maior que o de machos (387 indivíduos), desta forma a razão sexual foi desviada a favor das fêmeas ($\chi^2 = 4,17$; $df= 1$; $p < 0,05$).

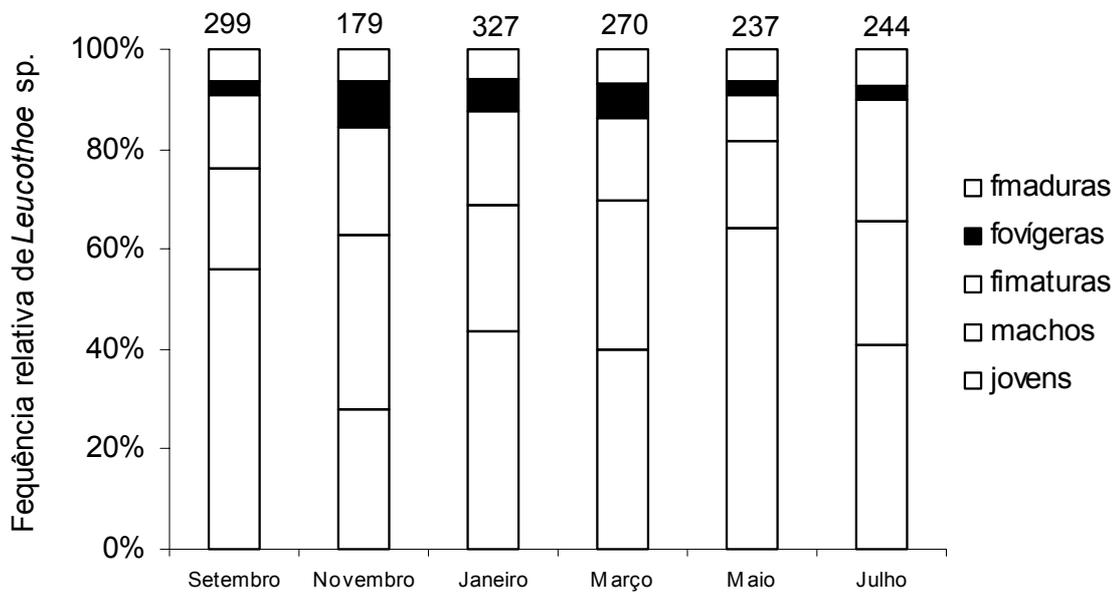


Figura 5: Frequência relativa de fêmeas maduras (fmaduras), fêmeas ovígeras (fovígeras), fêmeas imaturas (fimaturas), machos e jovens de *Leucothoe* sp. nos meses de amostragem (setembro de 2004 a julho de 2005). O número sobre cada barra representa o total de indivíduos analisados.

A razão sexual variou nas classes de tamanho no período de estudo ($\chi^2 = 29,21$; $df = 13$; $p < 0,01$) (Figura 6). Nas primeiras classes de tamanho foi possível observar que a proporção de machos esteve próxima a 1 e com aumento do tamanho dos leucotoídeos esta razão oscila, atingindo seu máximo (1,6 machos:1 fêmea) na classe de tamanho entre 6,51 a 7,00 mm e mínimo (0,06 machos:1 fêmea) entre os tamanhos 9,01 a 10,00 mm.

Estrutura de tamanho

O menor leucotoídeo obtido foi um jovem de 1,11 mm e o maior foi uma fêmea madura de 10,40 mm. O comprimento médio da população de *Leucothoe* sp. foi de 3,57 mm (Tabela 3). Fêmeas ovígeras foram significativamente maiores que fêmeas não ovígeras, maduras e imaturas ($F_{2, 446} = 467,76$; $p < 0,01$).

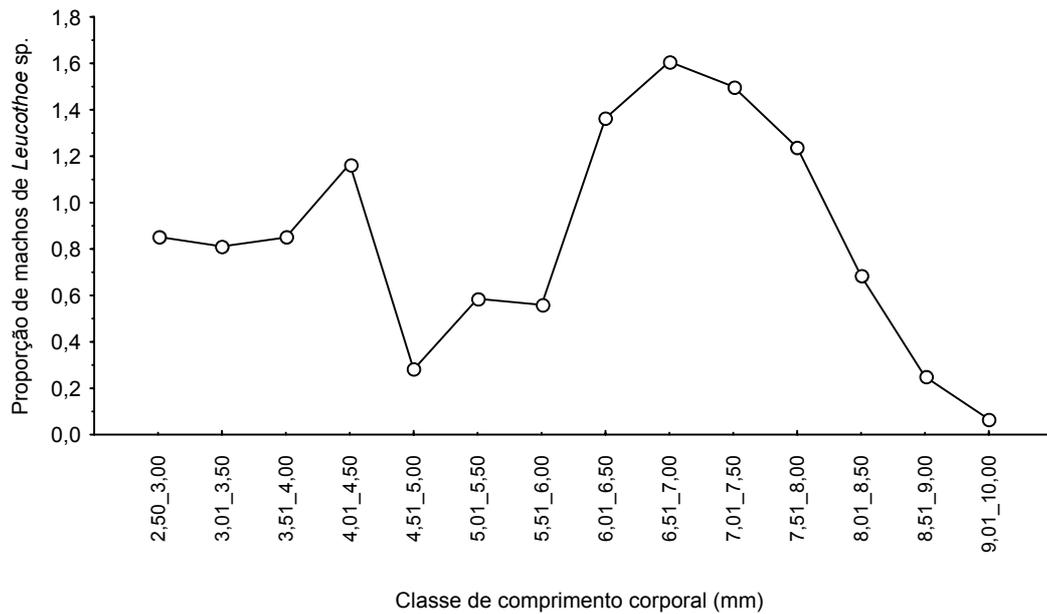


Figura 7: Proporção de machos de *Leucothoe* sp. nos meses de estudo (setembro e novembro de 2004 e de janeiro a julho de 2005) em cada classe de tamanho (mm).

O comprimento corporal dos machos ($\bar{X} = 5,15 \pm 0,10$ mm) e de todas as fêmeas ($\bar{X} = 5,14 \pm 0,09$ mm) de *Leucothoe* sp. não diferiu entre os períodos de amostragem ($F_{5, 821} = 0,787$; $p = 0,55$) (Figura 8, Tabela 3).

Tabela 3: Comprimento corporal médio (média e erro padrão em mm) e número total de indivíduos de cada categoria de *Leucothoe* sp.

Categoria	Comprimento corporal (mm) ($\bar{X} \pm EP$)	Total de indivíduos
Jovens	$1,76 \pm 0,13$	724
Fêmeas imaturas	$3,76 \pm 0,68$	270
Fêmeas maduras	$6,9 \pm 0,14$	94
Fêmeas ovígeras	$7,59 \pm 0,13$	82
Fêmeas totais (ovígeras e não ovígeras).	$5,14 \pm 0,09$	446
Machos	$5,15 \pm 0,10$	387
População	$3,57 \pm 0,057$	1557

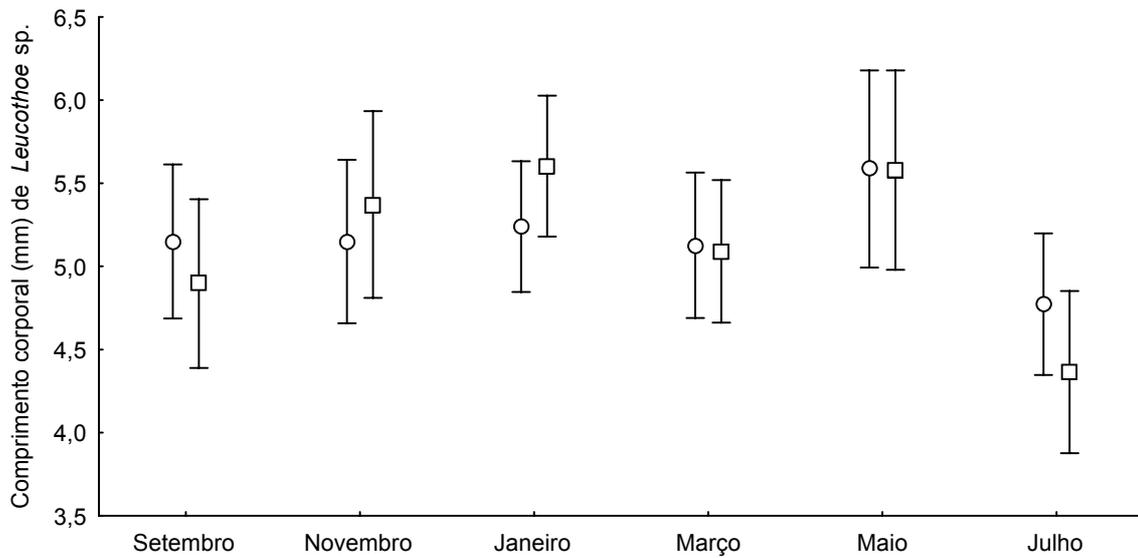
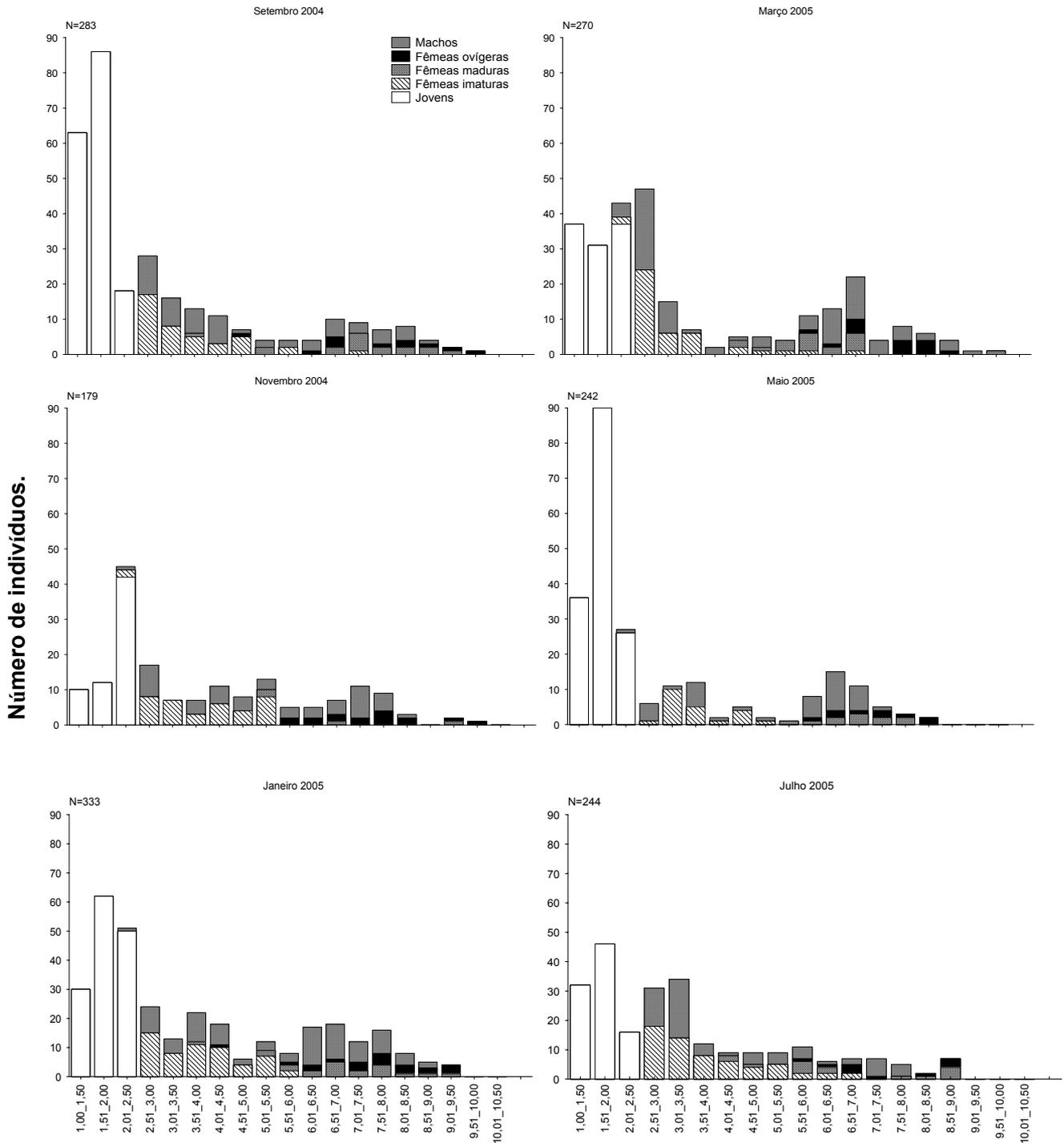


Figura 7: Comprimento corporal médio de machos (quadrados) e fêmeas (círculos) de *Leucothoe sp.* nos meses de estudo (barras verticais representam 95% do intervalo de confiança).

Foi encontrado um grande número de *Leucothoe sp.* nas primeiras classes de tamanho, constituídos principalmente por indivíduos jovens (Figura 8). Esse resultado se deve à significativa porcentagem de jovens presentes na população durante todo o ano. Adicionalmente, esses dados apontam a inexistência de um período marcado de recrutamento, tendo este ocorrido durante todo o período amostrado (Figura 8). Esse resultado se deve à significativa porcentagem de jovens presentes na população durante todo o ano. Adicionalmente, esses dados apontam a inexistência de um período marcado de recrutamento, tendo este ocorrido durante todo o período amostrado (Figura 8).



Classes de tamanho (comprimento corporal em mm)

Figura 8: Distribuição da freqüência de tamanho (comprimento total em mm) de *Leucothoe* sp. nos meses de coleta. O número discriminado acima à esquerda de cada histograma corresponde ao total de indivíduos encontrado no respectivo mês.

Crescimento e mortalidade

A função de crescimento de von Bertalanffy (VBGF) estimou um tamanho máximo (L_{∞}) de 10,76 mm para a população de *Leucothoe* sp. e uma constante de crescimento ou parâmetro de curvatura de von Bertalanffy (K) igual a 5/ano, sem oscilação temporal ($C=0$ e $Wt=0$), indicando um crescimento constante.

Através da progressão modal baseada na distribuição de tamanho (comprimento corporal), segundo o método de Bhattacharya (1997) (Figura 9) foi possível acompanhar 7 coortes entre os meses de amostragem e observar até, no máximo, a sobreposição de 5 delas em janeiro e março de 2005. Novamente, foi observado que o recrutamento ocorreu durante todos os meses de amostragem.

A taxa anual de mortalidade (Z) foi de 13,52 e pela regressão linear da curva de captura que expressa a mortalidade da população de *Leucothoe* sp. (Figura 10). Pode se observar que a mortalidade foi maior nos primeiros meses de vida de *Leucothoe* sp., ou seja em indivíduos jovens, e vai diminuindo gradativamente com o crescimento do *Leucothoe* sp.

A longevidade da população de *Leucothoe* sp. estimada pela taxa de mortalidade total (Z) é de 11 meses, o mesmo tempo necessário para um dado indivíduo atingir a classe de comprimento na qual 99% dos indivíduos da população estão representados e de 7,2 meses para a atingir 95%.

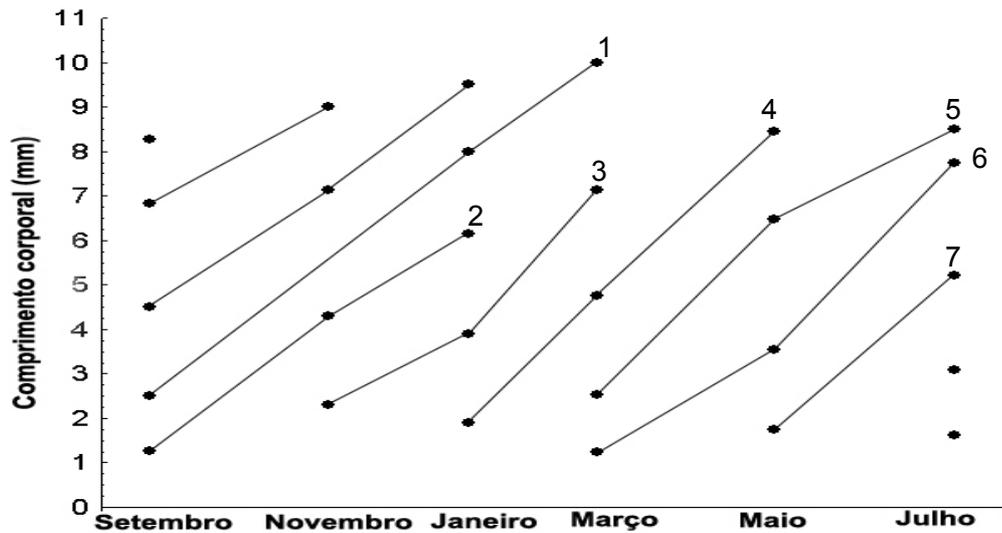


Figura 9: Progressão modal baseada na distribuição de tamanho (comprimento corporal) de *Leucothoe* sp. de acordo com o método de Bhattacharya (1967) evidenciando as 7 coortes acompanhadas durante o período de estudo.

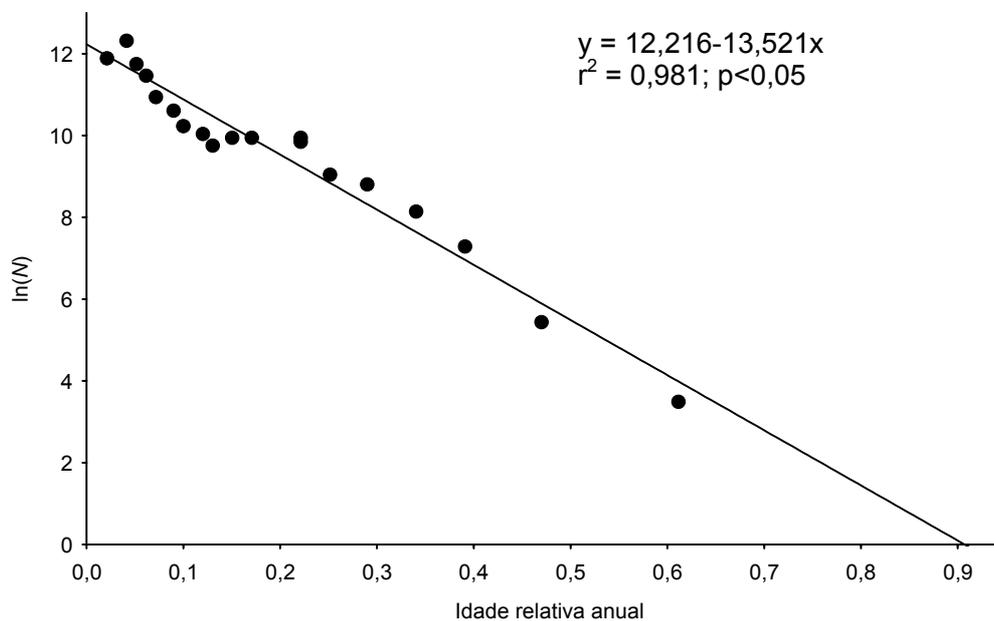


Figura 10: Regressão linear simples da curva de captura convertida em comprimento de *Leucothoe* sp. embasada nos parâmetros da função de crescimento de von Bertalanffy.

DISCUSSÃO

A alta porcentagem de ocupação de ascídia por *Leucothoe* sp. (96.5 %) durante o período de estudo indicam que a associação foi freqüente entre estes dois macroinvertebrados, e não apresentou variação temporal. Resultado diferente foi encontrado para os copépodes, nemertineos e anfípodes que vivem associados à ascídia *Pyura stolonifera* (Dalby 1996) que embora a porcentagem de ocupação seja em torno de 100% para determinados períodos do ano apresenta padrão claro de variação sazonal. Também foi possível observar variação sazonal na associação do copépode *Lichomolgus canui* e as ascídias *Halocynthia pyriformis* (Svavarsson 1990). Thiel (2000) observou variação sazonal entre a associação de *Leucothoe* 'ascidícola' e seus hospedeiros. Esse fato, segundo este autor, pode ser atribuído ao aumento da temperatura da água ($\geq 30^{\circ}\text{C}$), que poderia provocar a diminuição da capacidade de filtração das ascídias. Isto forçaria o anfípode a buscar outros ambientes mais favoráveis para a alimentação, uma vez que, este animal se alimenta de partículas em suspensão e aproveita-se do constante fluxo de água no cesto faríngeo da ascídia (Costello & Myers 1987; Thiel 2000). No período amostrado não foi observado um aumento tão acentuado de temperatura no Canal de São Sebastião. Deste modo, a capacidade filtradora das ascídias provavelmente não foi afetada e, conseqüentemente, a associação se manteve estável durante os meses amostrados. Contudo, a temperatura da água (por volta de 10 metros de profundidade) do Canal de São Sebastião pode atingir 29°C no verão e com a entrada da ACAS (massa de Água Central do Atlântico Sul) pode provocar queda da temperatura superficial até aproximadamente 18°C (Castro-Filho *et al.* 1987; Silva 1995; Arasaki *et al.* 2004). Ambos os extremos de temperatura poderiam influenciar negativamente na associação entre *P.*

nigra e *Leucothoe* sp, uma vez que temperaturas abaixo de 20° C também podem diminuir a atividade filtradora das ascídias (Thiel 2000).

De modo geral, as ascídias são consideradas ambientes estáveis e seu tamanho e longevidade são as principais características para o estabelecimento de endobiontes (Vader & Beehler 1993; Svavarsson 1990; Thiel 1999; Sepúlveda *et al.* 2003). Porém, o tamanho, estimado pela biomassa, dos indivíduos de *P. nigra* coletados no Canal de São Sebastião não influenciou no número de *Leucothoe* sp. ocupantes, uma vez que tanto ascídias pequenas como grandes não apresentam diferenças quanto à quantidade de anfípodes endobiontes encontrados associados. Um possível motivo para esta ausência de relação refere-se ao método utilizado para estimar o tamanho das ascídias (biomassa), outros meios para estimar o tamanho de macroinvertebrados já foram utilizados, como por exemplo, o volume. De fato alguns estudos realizados com esponjas (Peattie & Hoare 1981; Westinga & Hoetjes 1981; Duarte & Nalesso 1996) e ascídia (Sepúlveda *et al.* 2003) utilizaram o volume como indicativo de tamanho, porém somente em esponjas a quantidade de associados encontrados esteve diretamente relacionada com volume.

Outro motivo para explicar a ausência de relação entre o tamanho das ascídias e o número de *Leucothoe* sp. pode estar relacionado com o comprimento corporal destes associados. Proporcionalmente o anfípode é menor (tamanho médio da população 3,57 mm) que *P. nigra* (tamanho médio 4 cm, Rocha *et al.* 1999) e tanto ascídias grandes quanto pequenas podem abrigar um número considerável de leucotoídeos, principalmente por que a maioria dos associados é jovem. Thiel (1999) também não encontrou relação entre o número de indivíduos de *Leucothoe spinicarpa* e o peso seco das ascídias *P. nigra*, *Microcosmus exasperatus* e *Styela plicata* e considerou todas favoráveis para colonização de *L. spinicarpa*. Por outro lado, segundo Svavarsson (1990), o número de

copépodes *Lichomolgus canui* associado a ascídia *Halocynthia pyriformis* depende do tamanho deste hospedeiro, uma vez que o copépode se alimenta de muco produzido na cavidade do cesto faríngeo desta ascídia, conseqüentemente há um grande número de *L. canu* em *H. pyriformis* maiores devido à maior quantidade de recurso alimentar por elas produzido.

A maior parte da população de *Leucothoe* sp. associada a ascídia *P. nigra* do Canal de São Sebastião foi constituída por jovens, indicando que a reprodução ocorreu durante todo ano. Este fato é reforçado pelos resultados obtidos através da progressão modal segundo o método de Bhattacharya, onde foi possível notar a presença de até 7 coortes em um mesmo ano. De fato, os gamarídeos de regiões tropicais e subtropicais são geralmente caracterizados por multivoltinismo, crescimento e tempo de maturação rápidos, elevada fecundidade e ciclo de vida curto (Wildish 1982; Sainte-Marie 1991). Estas características da história de vida dos gamarídeos podem ser favorecidas principalmente pelo contínuo suplemento de alimento nos trópicos (Steele & Steele 1991) assim, jovens podem ser produzidos continuamente. No caso específico de *Leucothoe* sp., as ascídias lhe oferecem um fluxo contínuo de alimento além do abrigo físico e de um ambiente claramente favorável para reprodução e desenvolvimento, uma vez que todos os estágios de desenvolvimento foram encontrados a ela associados. Ortiz (1957), Diesel (1986), Svavarsson (1990), Dalby (1996), Vader & Krapp-Schickel (1996), Thiel (1999; 2000), Baeza *et al.* (2001), Baeza & Thiel (2000) também observaram todos os estágios de desenvolvimento de alguns crustáceos associados a diversos macroinvertebrados hospedeiros.

A população de *Leucothoe* sp. evidenciou a razão sexual desviada para as fêmeas. O desvio da razão 1:1 pode ser explicado por fatores relacionados ao ciclo de vida de cada

população ou pode ser atribuído ao comportamento reprodutivo do macho (Wenner 1972). Segundo Leite *et al.* (2003), machos do tanaidáceo *Kalliapseudes schubarti*, em busca de novas oportunidades de se acasalar, poderiam deixar seus tubos e ser alvo de predadores o que resultaria em um número maior de fêmeas na população. Migração diferencial de machos também já foi sugerida para os gamarídeos da família Ampithoidae (Jacobucci & Leite 2006) e parece provável para *Leucothoe* sp., uma vez, que nas primeiras classes de tamanho a proporção entre machos e fêmeas é próxima de 1:1 enquanto que por volta de 4,5 mm até 6 mm, tamanho provável do início da maturidade sexual dos machos (ver Capítulo 2) a proporção cai, podendo indicar o começo do comportamento reprodutivo. Contudo são necessárias observações do comportamento dos animais durante a associação com o substrato biológico para poder responder a esta hipótese.

Outra explicação possível para o desvio da razão de 1:1 é a reversão sexual (Wenner 1972), mas não foi observada nenhuma característica morfológica que indique que reversão sexual possa ocorrer em *Leucothoe* sp., embora este fenômeno seja freqüente entre peracáridos, sendo observada no gamarídeo *Gammarus duebeni* (Bulnhein 1978; Kelly *et al.* 2004), entre isópodes (Brook *et al.* 1994) e a possibilidade de ocorrência foi discutida no tanaidáceo *Kalliapseudes schubarti* (Leite & Leite 1997).

Machos e fêmeas de *Leucothoe* sp., no geral, não apresentam diferenças quanto ao tamanho, contudo, machos geralmente são maiores que fêmeas em muitas espécies de gamarídeos (Ruffo 1989). As diferenças de tamanho se devem, em parte, ao fato de que fêmeas podem apresentar baixas taxas de crescimento em relação ao macho, em virtude de parte da sua energia ser destinada para reprodução (Cardoso & Veloso 1996). Nos gamarídeos *Hyale media* (Leite & Wakabara 1989) e *Orchestia gammarellus* (Dias & Sprung 2003) é bem visível esta diferenciação. Por outro lado fêmeas e machos de

Leucothoe sp. apresentam diferenças quanto ao tamanho dos própodos dos segundos gnatópodos. Isto pode sugerir que eles apresentem taxas de crescimento relativo diferenciadas, como por exemplo, entre tamanho do própodo do segundo gnatópodo e tamanho corporal, contudo estudos de relações alométricas são necessários para confirmar esta hipótese.

O tamanho máximo (L_{∞}) estimado pela função de crescimento de von Bertalanffy (VBGF) para a população de *Leucothoe* foi de 10,76 mm e, de fato, uma fêmea dentre toda a população apresentou um tamanho próximo a este valor. Entretanto, foram raros os indivíduos que alcançaram tais dimensões (Figura 8) provavelmente, em função da alta taxa de mortalidade sobre os indivíduos jovens. Sabe-se que algumas espécies de *Leucothoe* podem atingir tamanhos superiores a 12 mm como é o caso de *Leucothoe articulosa* (13 mm), *Leucothoe denticulata* (15 mm) e *Leucothoe spinicarpa* (19 mm) (Krapp-Schickel & Menioui 2005). Entretanto, devido às raras informações a respeito da estrutura de tamanho das espécies citadas acima as comparações entre estas e *Leucothoe* sp. são difíceis de serem estabelecidas.

Leucothoe sp. pode viver entre 7,2 e 11 meses segundo a estimativa de longevidade calculada através da função de crescimento de von Bertalanffy (VBGF). *Hyalie crassicornis*, um gamarídeo da família Hyalidae, foi criado em laboratório e viveu em torno de 8 meses (Tsoi & Chu 2005). Neste período atingiu até 10 mm assemelhando-se, em termos de tamanho, com *Leucothoe* sp. neste estudo. Entretanto, é importante ressaltar que condições laboratoriais costumam ser mais constantes do que as do meio ambiente, além da ausência das pressões biológicas naturais, o que pode resultar numa longevidade superestimada. A predação sobre algumas espécies de anfípodas constitui a pressão

biológica de maior poder na estruturação do tamanho corporal destes animais como foi observado em *Hyaella* (Wellborn 1994; 1995) assim como em *Corophium volutator* (Hilton *et al.* 2002), no entanto, para *Leucothoe* sp. não se sabe quais pressões biológicas atuam efetivamente sobre sua população. De qualquer maneira os dados de longevidade de *Leucothoe* sp. permitem caracterizar seu ciclo de vida como semi-anual e isto está de acordo com as histórias de vida de espécies tropicais (Sainte-Marie 1991).

A função de crescimento de von Bertalanffy (VBGF) utilizada para calcular a longevidade do *Leucothoe* sp. também foi usada para avaliar a expectativa de vida do talitrídeo *Orchestia gammarellus* (Dias & Sprung 2003), que foi estimada entre 8 e 12 meses com uma taxa de crescimento de 1,52/ano. Este gamarídeo pode atingir até 16 mm, um tamanho bem superior ao de *Leucothoe* sp., no entanto, *O. gammarellus* cresce mais lentamente que *Leucothoe* sp. ($Z=5$). Provavelmente a imprevisibilidade da zona entremarés, local de ocorrência de *Orchestia gammarellus*, além do elevado risco de predação pode contribuir para esta baixa taxa de crescimento (Dias & Sprung 2003). Por outro lado, o micro-habitat proporcionado pelas ascídias apresenta condições mais favoráveis, além de proporcionar contínuo fluxo de alimento para rápido crescimento de *Leucothoe* sp.

Características relacionadas ao hospedeiro, como morfologia e longevidade, podem ocasionar diferenças nas histórias de vida de seus associados (Thiel 2000). Entre os leucotoídeos, a proteção conferida pelos seus hospedeiros pode lhes proporcionar um tempo de vida maior, especialmente quando nestes obtêm todos os recursos de que necessitam (Thiel 2000; Krapp-Schickel & Menioui 2005). O tempo de vida médio descrito para *P. nigra* do Canal de São Sebastião é de 16 meses (Rocha *et al.* 1999), um tempo

superior ao estimado para *Leucothoe* sp., o que sugere que estes hospedeiros poderiam abrigar várias gerações destes gamarídeos, como proposto por Thiel (1999 e 2000).

A taxa de mortalidade da população de *Leucothoe* sp. é mais intensa no primeiro mês de vida deste associado ou seja, em indivíduos que possuem tamanhos pequenos. Isto poderia ser reflexo da predação de pequenos leucotoídeos, baseando-se no fato de que jovens anfípodes são provavelmente mais frágeis que adultos e que a ocupação de novas ascídias poderia ocorrer neste período (Thiel 1999, 2000). De fato, algumas ascídias no presente estudo apresentavam somente alguns indivíduos jovens, o que pode indicar recrutamento através de imigração. Entretanto, durante o período de busca por um novo substrato, os indivíduos estariam completamente expostos às pressões ambientais, tanto físicas como biológicas. Porém, são necessários dados adicionais sobre o comportamento da espécie em associação com a ascídia para confirmar esta hipótese. Sabe-se que gamarídeos são presas comuns de pequenos peixes, fato bem documentado para a comunidade fital (Hay *et al.* 1987; Hay & Duffy 1990; Martin-Smith 1993) e também já registrado para anfípodes associados à esponja *Halichondria panicea* (Peattie & Hoare 1981). Entretanto, não existem informações sobre a predação sofrida pela fauna associada a ascídias. Também é possível que a mortalidade observada seja reflexo da infestação de parasitas (Ortiz & Lalana 1992), como trematódeos (Jensen *et al.* 1998), protozoários microsporídeos (Mccurdy *et al.* 2004) e acantocéfalos (Bauer *et al.* 2005) Entretanto, não foi observada a presença de parasitas visíveis em *Leucothoe* sp.

De maneira geral, pode-se afirmar que o baixo número de informações existentes na literatura sobre a biologia populacional de gamarídeos endobiontes de substratos biológicos não permite comparações mais aprofundadas e maior entendimento destas

relações. Este fato indica também a necessidade de serem desenvolvidos estudos sobre estas associações para melhor compreensão desta simbiose.

Capítulo 2: Fecundidade e dimorfismo sexual de *Leucothoe* sp. associado a *Phallusia nigra*.

INTRODUÇÃO

Uma das características mais importantes da história de vida de um organismo é a fecundidade, uma vez que o número e tamanho de ovos produzidos podem ser considerados medidas de aptidão reprodutiva (Wilhelm & Schindler 2000).

A fecundidade dos gamarídeos tem sido bastante estudada tendo em vista a grande riqueza de espécies, ampla distribuição e principalmente, pelo fato dos seus ovos serem incubados em um marsúpio e permanecerem abrigados nesta estrutura até seu completo desenvolvimento (Skadsheim 1984; Sheader 1996).

Na maioria dos gamarídeos, assim como em outros crustáceos, a fecundidade está diretamente associada ao tamanho corporal das fêmeas (Jensen 1958; Borowsky 1986; Cardoso & Valoso 2001), onde fêmeas maiores tendem a produzir um número maior de ovos ou ovos com tamanhos maiores. Diversos estudos mostram esta relação (Sheader & Chia 1970; Sheader 1977; Highsmith & Coyle 1991; Sheader 1996; Dick *et al.* 1998; Leite 1996; Thiel 1999; 2000). No entanto as estratégias reprodutivas podem variar amplamente entre espécies de gamarídeos ao longo de um gradiente latitudinal (Wildsh 1982; Sainte-Marie 1991) e entre estações do ano (Sheader 1996). Em baixas latitudes os ciclos de vida dos anfípodes são caracterizados por multivoltinismo, crescimento e tempo de maturação rápidos e elevada fecundidade. Por outro lado, espécies de latitudes elevadas geralmente são caracterizadas por apresentar ciclo de vida bianual ou perianual, tamanho

do corpo maior, maturidade tardia e com um ou dois eventos reprodutivos, com ovos relativamente grandes (Sainte-Marie 1991).

Fatores ambientais como temperatura e fotoperíodo, além de fatores biológicos como competição e predação, podem afetar de diferentes maneiras a fecundidades das fêmeas de gamarídeos (Wildish 1982; Sainte-Marie 1991; Cardoso & Veloso 2001). Para gamarídeos que vivem associados a outros invertebrados, estes hospedeiros lhe conferem além de local para alimentação, proteção extra contra estes fatores ambientais e biológicos (Ortiz 1975; Peattie & Hoare 1981; Vader & Beehler 1983; Thiel 1999; 2000), constituindo um ambiente propício para reprodução uma que vez que, geralmente, são encontradas fêmeas ovadas e sexualmente maduras nestes hospedeiros (Ortiz 1975; Shuster 1989a; Thiel 1999).

Alguns estudos entre invertebrados e seus gamarídeos hóspedes já foram realizados (Vader & Beehler 1983; Serejo 1998a; Sepúlveda *et al.* 2003; Thiel 1999; 2000), mas poucos estabelecem a interação entre a fecundidade em relação ao hospedeiro. Assim os objetivos deste estudo foram: caracterizar a fecundidade de *Leucothoe sp.*, um gamarídeo associado a *Phallusia nigra* no Canal de São Sebastião e relacioná-la com o tamanho das fêmeas e a temperatura da água, avaliando também sua variação temporal. Adicionalmente, foi investigado o aparecimento de características sexuais secundárias que evidenciam o dimorfismo sexual deste gamarídeo.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

As coletas foram realizadas em oito costões na região sul do Canal de São Sebastião, localizado no Litoral Norte do Estado de São Paulo, entre a Ilha de São

Sebastião, município de Ilhabela e o município de São Sebastião, localizado no continente (Figura 1; Tabala 1 -Capítulo 1).

Procedimentos de coleta e tratamento dos dados

O procedimento de coleta é o mesmo descrito no capítulo 1. Dentre os 1557 indivíduos de *Leucothoe* sp. encontrados associados as ascídias (*Phallusia nigra*) para este estudo foram analisados 833 indivíduos , subdivididos em 387 machos e 446 fêmeas.

As fêmeas foram classificadas de acordo com estágio de maturação do oostégito (Capítulo 1) como fêmeas imaturas e fêmeas maduras (Figura 1). As fêmeas ovígeras (fêmeas com ovos e juvenis no marsúpio) para o presente estudo foram incluídas dentro da categoria de fêmeas maduras, uma vez que os oostégitos são completamente desenvolvidos.

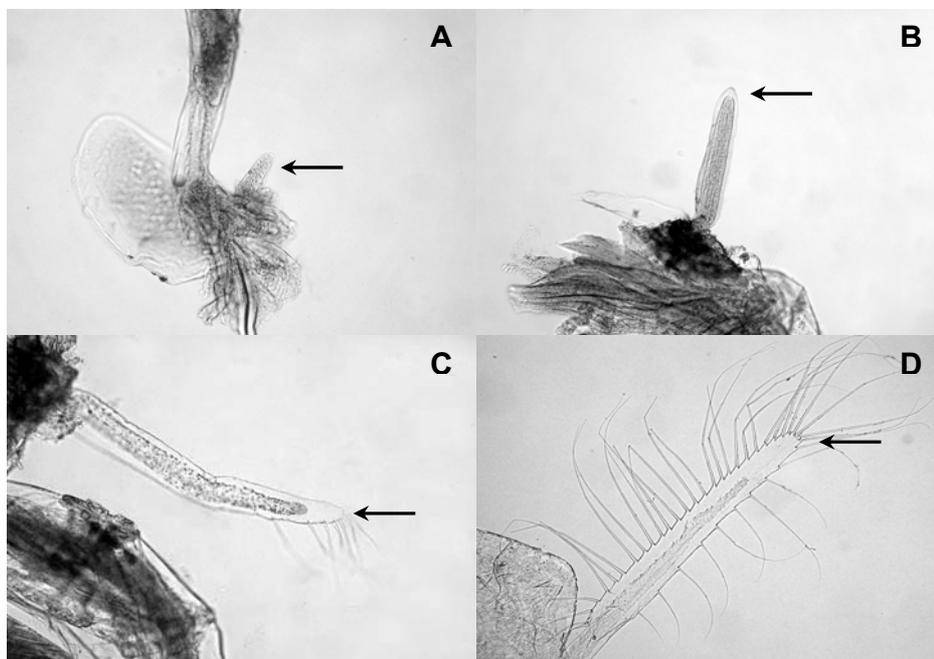


Figura 1: Variação na morfologia dos oostégitos de acordo com seu estágio de maturação. A - C: oostégito imaturo (em desenvolvimento); D: oostégito maduro (totalmente desenvolvido). Setas indicam o oostégito.

Os ovos e juvenis presentes no marsúpio das fêmeas foram removidos cuidadosamente com auxílio de um pincel, contados e classificados em cinco estágios de desenvolvimento embrionário (Sheader & Chia 1970; Leite 1996; Dick *et al.* 1998) (Tabela 1). Para avaliar se ao longo do desenvolvimento embrionário existe mortalidade em termos de perda de ovos ou de juvenis, foi realizada uma análise de variância (ANOVA) de um fator comparando-se o número de ovos em cada estágio de desenvolvimento.

Tabela 1: Caracterização dos estágios de desenvolvimento para os ovos e juvenis *Leucothoe* sp (adaptado de Sheader & Chia 1970, Leite 1996 e Dick *et al.* 1998)

Estágios	Descrição
I	Ovos redondos a ovais com uma massa homogênea branca
II	Ovos ovais com uma fenda transversal e massa cefálica levemente visível
III	Ovos ovais, os contornos dos embriões e da cabeça estão visíveis e apêndices rudimentares (pleiópodos, pereópodos)
IV	Os embriões estão completamente formados, com olhos, antenas, segmentos e apêndices visíveis, porém ainda com envoltório dos ovos
V	Juvenis completamente formados encontrados no marsúpio

Foi calculado o volume médio dos ovos através da soma total do volume dos ovos dividindo-se pelo número de ovos. O volume de cada ovo foi obtido através da equação:

$$V = \frac{4}{3} \cdot \pi r_1 r_2 r_3$$

Onde V = volume (mm³); r₁ = comprimento/ 2 (mm); r₂ = largura/ 2 (mm); r₃ = largura/ 2 (mm). A profundidade não foi medida mas foi assumida como sendo equivalente a largura (Wilhelm & Schindler 2000; Cardoso & Veloso 2001).

Regressões lineares simples entre o número de ovos e o tamanho das fêmeas, volume médio dos ovos e tamanho das fêmeas foram realizadas para avaliar a fecundidade da população de *Leucothoe* sp. (Jensen 1958).

A variação temporal do volume médio dos ovos em relação ao tamanho das fêmeas foi testada através de análise de covariância (ANCOVA), onde o tamanho da fêmea foi a covariável, o volume médio dos ovos foi considerado a resposta e o período de coleta como categoria. Tanto para as regressões quanto para ANCOVA o volume médio foi transformado para raiz cúbica do mesmo, para que as variáveis tivessem a mesma grandeza.

Foi realizada análise de regressão logística para verificar se existe relação entre tamanho e estado de maturidade sexual das fêmeas, utilizando-se como critério o estágio de maturação do oostégito. Fêmeas imaturas (oostégitos em processo de desenvolvimento - Figura 1A-C) e fêmeas maduras (oostégitos completamente formados - Figura 1-D).

Durante o processo de classificação dos leucotoídeos associados a *P. nigra* (Capítulo 1) observou-se que algumas características morfológicas dos gnatópodos dos machos e das fêmeas variavam entre os indivíduos de cada sexo e entre os sexos. Os própodos dos segundos gnatópodos de machos e das fêmeas apresentavam escavações de profundidades diferentes e variáveis nas palmas. Estas escavações são consideradas importantes tanto para a identificação das espécies como para a separação entre os sexos (Ruffo 1998). Para investigar se existe relação desta característica (escavações) com o desenvolvimento do gamarídeo (aumento de tamanho), os própodos dos segundos gnatópodos foram classificados de acordo com a variação desta característica em: sem escavação, levemente escavado, escavado e escavação profunda, tanto para machos

como para fêmeas. As comparações entre as escavações dos gnatópodos e tamanhos dos indivíduos foram realizadas através de ANOVA unifatorial para cada sexo.

Também durante o processo de classificação, notou-se que alguns machos apresentavam diferenças quanto à morfologia do carpo do segundo gnatópodo, alguns indivíduos apresentavam carpos com extremidades arredondadas e com extremidades em forma de "V". Assumindo-se que este fator poderia indicar algum tipo de dimorfismo relacionado com a idade entre os machos, investigou-se em que tamanho é possível notar esta característica através de regressão logística.

Os dados foram analisados segundo Zar (1996) e quando necessário foram avaliados quanto à normalidade e homogeneidade de variâncias.

RESULTADOS

Fecundidade de *Leucothoe* sp.

Dentre 446 fêmeas estudadas, 176 foram classificadas como fêmeas maduras (Tabela 2) das quais 68 estavam ovadas e 15 com juvenis no marsúpio, das quais 2 fêmeas continham filhotes e ovos no marsúpio.

O tamanho médio das fêmeas maduras não variou entre os meses de coleta ($F_{5,170} = 0,228$; $p = 0,94$) (Figura 2). Também não houve variação no número médio de fêmeas maduras encontradas durante o período de estudo ($F_{5,132} = 0,631$; $p = 0,67$) (Figura 3).

Foram encontradas fêmeas com oostégitos completamente desenvolvidos a partir de 3,56 mm de tamanho (Tabela 2 e Figura 4), por outro lado também foram observadas fêmeas com até 9 mm de comprimento com oostégitos imaturos. De acordo com o

resultado da regressão logística, quanto maior o tamanho da fêmea, maior a chance dela ser madura sexualmente ($\chi^2 = 399,82$; $p < 0,01$) (Figura 4).

Tabela 2: Número total de fêmeas de *Leucothoe* sp., comprimento corporal médio (média e erro padrão em mm), comprimento mínimo e máximo por classificação

Fêmeas de <i>Leucothoe</i> sp.	N	Comprimento corporal (mm) ($\bar{X} \pm EP$)	Mínimo (mm)	Máximo (mm)
Imaturas	270	3,76 \pm 0,68	2,50	8,92
Maduras	176	7,20 \pm 0,09	3,56	10,40

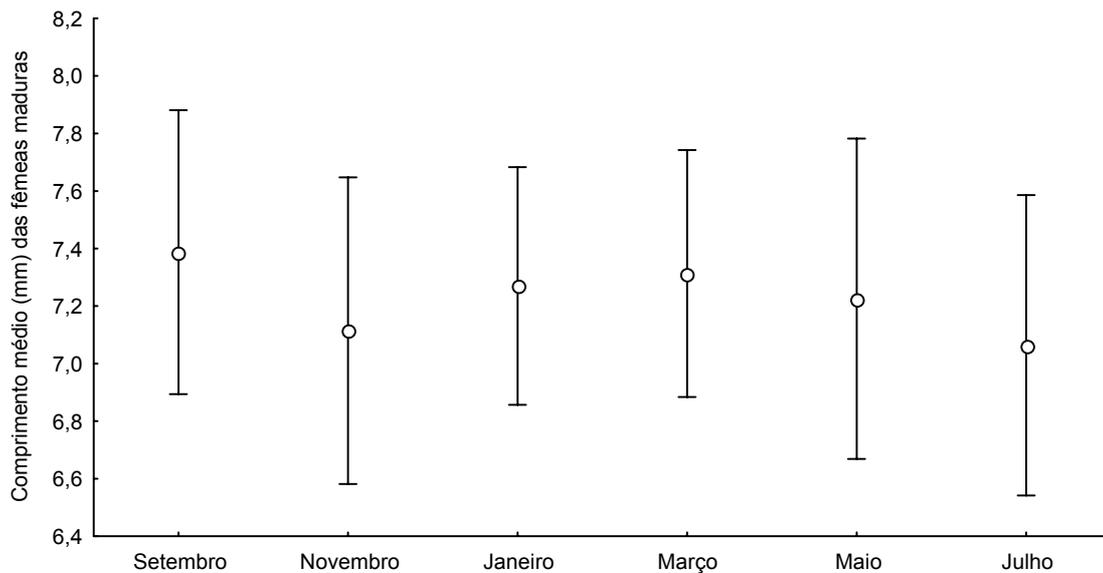


Figura 2: Variação do comprimento médio (mm) das fêmeas maduras de *Leucothoe* sp. entre os meses de amostragem (setembro e novembro de 2004 e janeiro, março, maio e julho de 2005) (barras verticais representam 95 % do intervalo de confiança).

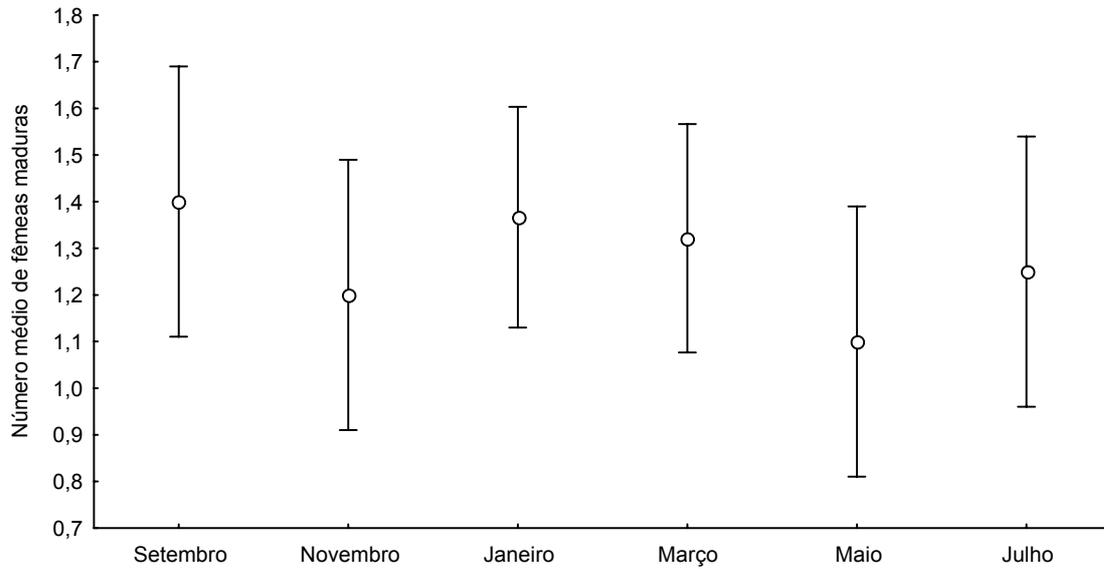


Figura 3: Variação do número médio das fêmeas maduras de *Leucothoe* sp. entre os meses de amostragens (setembro e novembro de 2004 e janeiro, março, maio e julho de 2005) (barras verticais representam 95 % do intervalo de confiança).

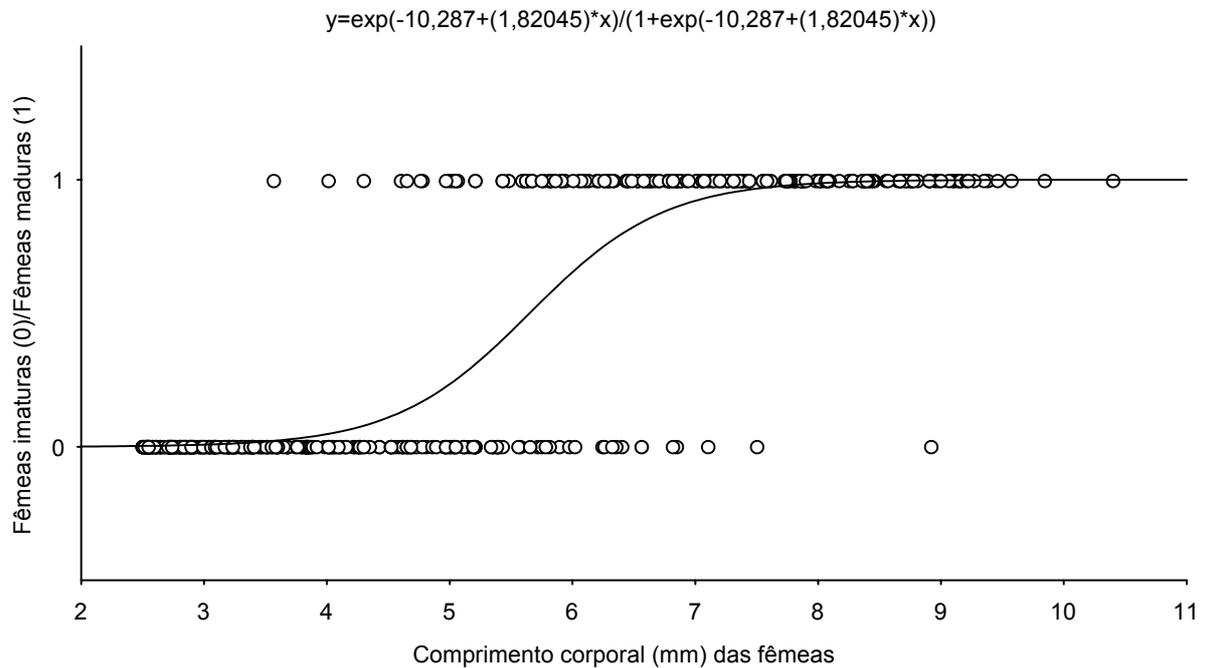


Figura 4: Regressão logística entre comprimento corporal e estado reprodutivo das fêmeas. Fêmeas imaturas: oostégitos em processo de desenvolvimento (0); fêmeas maduras: oostégitos completamente formados (1).

Foi observada relação entre a raiz cúbica do volume e o estágio de desenvolvimento dos ovos, sendo que, quanto mais desenvolvido o ovo maior a raiz cúbica do seu volume ($r^2 = 0,63$; $p < 0,001$) (Figura 4), portanto a raiz do volume aumenta em cada estágio de desenvolvimento dos ovos. Nas demais análises foram utilizados apenas ovos do primeiro estágio para padronização dos resultados.

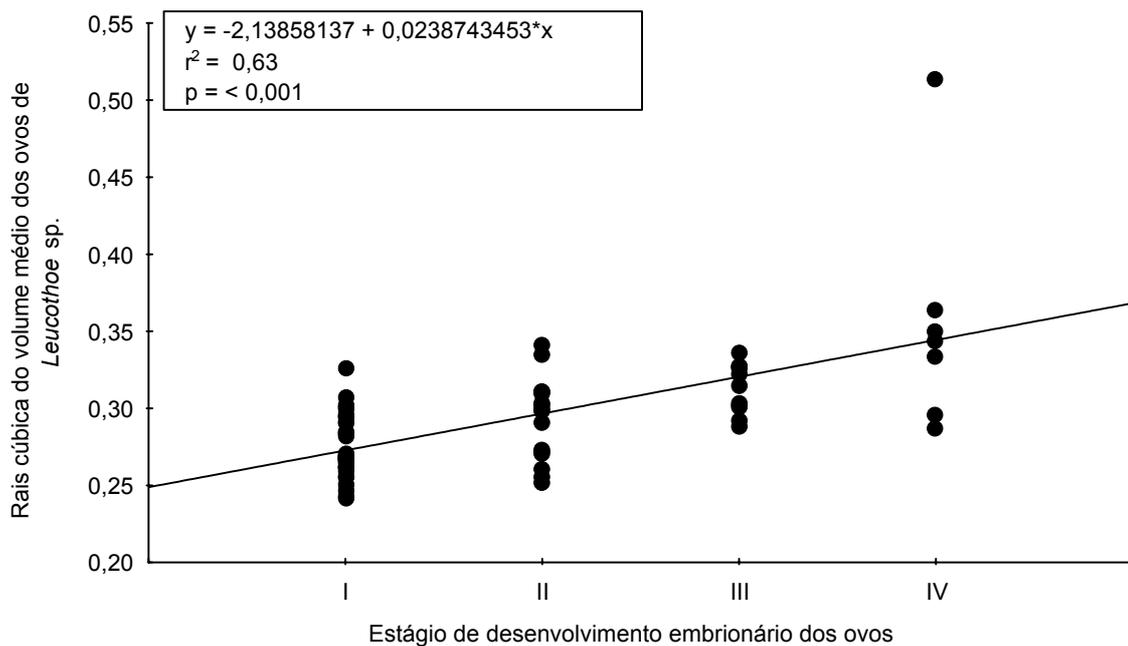


Figura 5: Relação entre as raízes cúbicas dos volumes médios de ovos em relação ao estágio de desenvolvimento dos ovos de *Leucothoe sp.*

Com exceção de duas fêmeas que apresentavam ovos no estágio IV e juvenis no marsúpio (estágio V) todos os ovos e juvenis das demais fêmeas de *Leucothoe sp.* estavam no mesmo estágio de desenvolvimento embrionário. Sendo assim, o conteúdo marsupial de 35 fêmeas se encontrava no estágio I, de 16 no estágio II, de 11 no estágio III e 6 no estágio IV. Na tabela 3 observa-se que nos meses de setembro e novembro de 2004 e março e maio de 2005 foi encontrado um maior número de fêmeas com ovos no estágio I, enquanto que uma maior quantidade de fêmeas com ovos nos estágio II e III

ocorreu em janeiro. Em julho de 2005 foi encontrado um maior número de fêmeas com juvenis no marsúpio e em janeiro foi observada a presença de fêmeas com todos os estágios de desenvolvimento dos ovos. O número médio de ovos em cada estágio de desenvolvimento está na tabela 4. Embora o número médio de juvenis ($\bar{X} = 21,5 \pm 3,16$) no estágio 5 seja inferior aos números médios dos ovos nos demais estágios (Tabela 4) não foi observada diferença significativa do número de ovos com o avanço do desenvolvimento embrionário ($F_{4,77} = 0,895$; $p = 0,47$) (Figura 5).

Tabela 3: Quantidade de fêmeas de *Leucothoe* sp. em cada mês de coleta de acordo com estágio de desenvolvimento embrionário dos ovos.

Período de coleta	Estágios de desenvolvimento embrionário				
	I	II	III	IV	V
Setembro	6	1	2	-	1
Novembro	7	4	2	2	-
Janeiro	5	6	5	3	2
Março	9	4	-	-	4
Maio	5	1	1	-	2
Julho	3	-	1	0	6

Tabela 4: Fecundidade média das fêmeas de *Leucothoe* sp. em cada estágio de desenvolvimento embrionário e número mínimo e máximo de ovos encontrados em cada estágio.

Estágio de desenvolvimento embrionário	N	($\bar{X} \pm EP$)	Mínimo	Máximo
I	35	$25 \pm 3,31$	3	68
II	16	$29 \pm 5,06$	3	73
III	11	$33 \pm 5,57$	12	62
IV	6	$25,5 \pm 5,84$	3	46
V	15	$21,5 \pm 3,16$	3	43

A raiz cúbica do volume médio de ovos no primeiro estágio de desenvolvimento não variou em função do tamanho e nem entre os meses de amostragem ($F_{5, 23} = 0,138$; $p = 0,98$). Também não foi observada nenhuma relação entre a raiz cúbica do volume médio dos ovos e o número de ovos por marsúpio ($r^2 = 0,216$; $p = 0,21$) (Figura 6), isto é, desovas grandes ou pequenas apresentam o mesmo volume médio de ovos. Entretanto, o número de ovos está positivamente relacionado com o tamanho das fêmeas (Figura 7), de forma que fêmeas maiores produzem um número maior de ovos ($R^2 = 0,75$; $p < 0,001$).

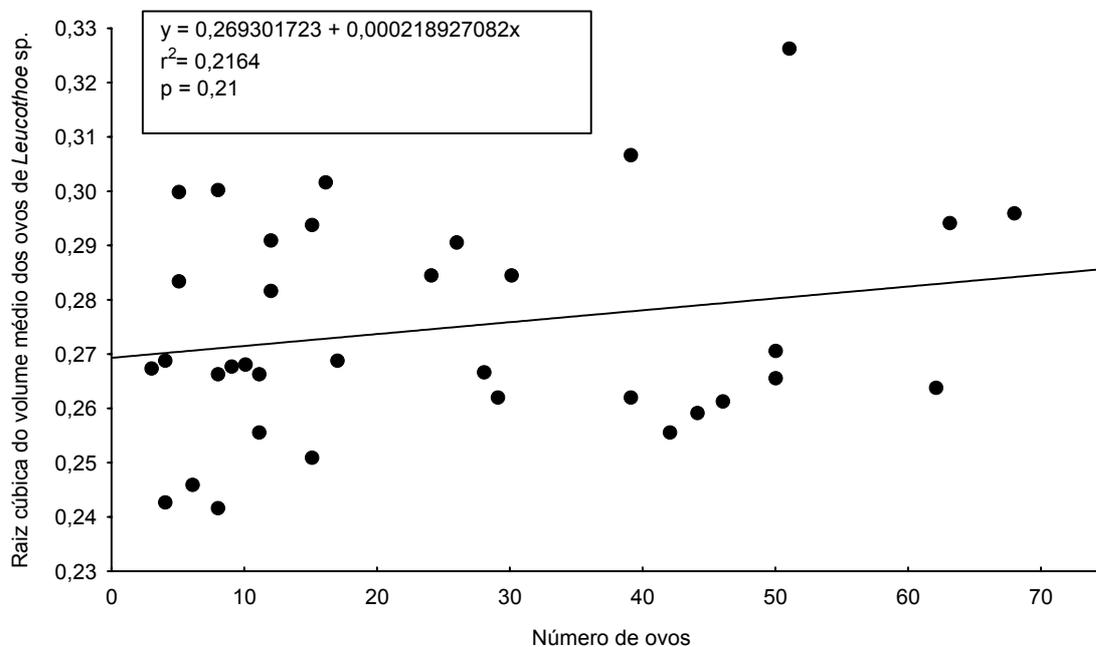


Figura 6: Relação entre a raiz cúbica do volume médio dos ovos e número de ovos das fêmeas de *Leucothoe* sp.

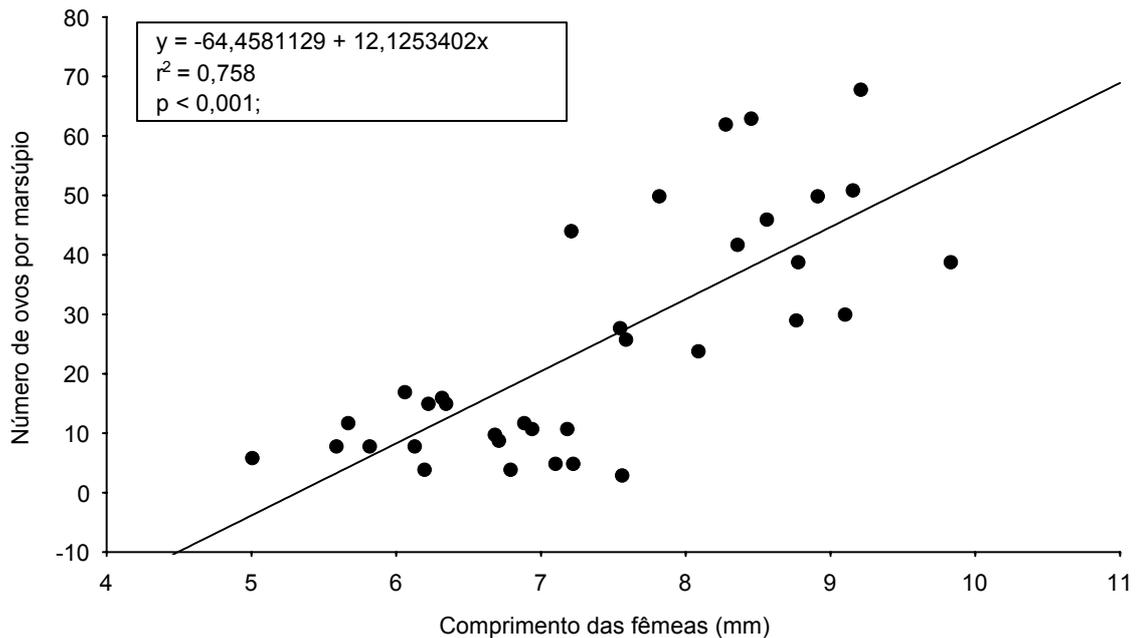


Figura 7: Relação entre o comprimento das fêmeas de *Leucothoe* sp. e o número de ovos produzidos.

Dimorfismo sexual

A variação no padrão de escavação da palma do própodo do gnatópodo 2 de machos e fêmeas de *Leucothoe* pode ser observada nas figuras 8 e 9. As escavações presentes nos gnatópodos das fêmeas são menos profundas que as dos machos, e tanto para machos ($F_{3,381} = 1073,3$; $p < 0,01$) (Figura 10) quanto para fêmeas ($F_{3,422} = 720,65$; $p < 0,01$) (Figura 11) o grau de escavação da palma do gnatópodo variou em função do tamanho. Comparações planejadas *a posteriori* indicam que o grau de escavação aumenta de acordo com o aumento de tamanho dos machos ($F_{1,361} = 21955,83$; $p < 0,01$) e de fêmeas ($F_{1,422} = 14331,03$; $p < 0,01$).

Carpos do gnatópodo 2 em forma de 'V' (Figura 8 F) foram notados em machos de *Leucothoe* sp. com tamanhos maiores ou iguais a 5 mm (Figura 12), no entanto alguns indivíduos entre 5 a 6,2 mm aproximadamente apresentaram carpo com extremidade

arredondada (Figura 8 B). De forma geral, carpos em forma de 'V' predominam em machos maiores (entre 6,5 a 9,5 mm) enquanto que carpos arredondados predominam em machos menores (entre 2,5 mm a 4,8 mm aproximadamente) ($\chi^2 = 476,62$; $p < 0,01$).

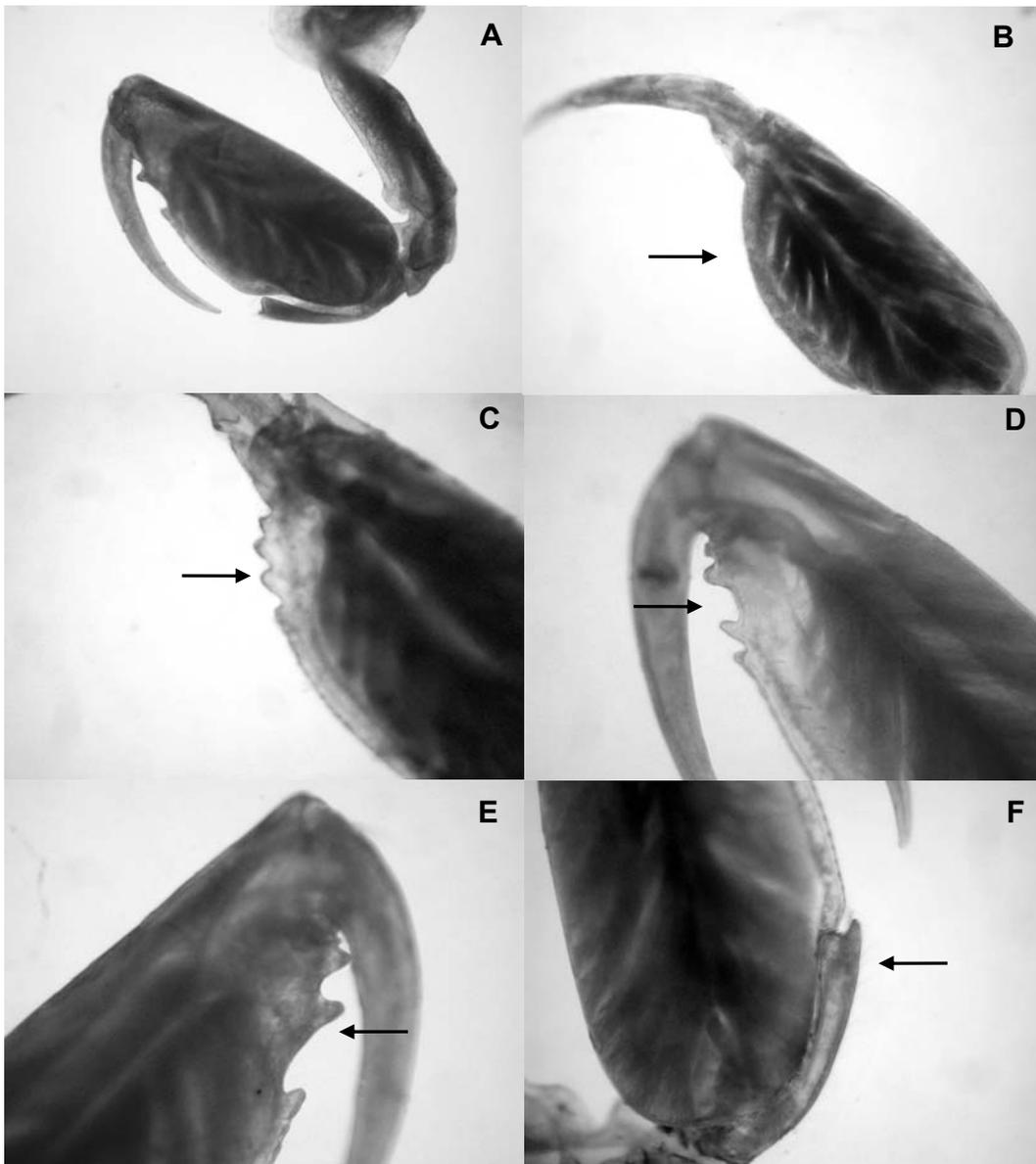


Figura 8: Gnatópodo 2 do macho de *Leucothoe* sp. evidenciando a variação no padrão de escavação da palma do própodo e morfologia do carpo. A - Vista geral; B - palma sem escavação; C - palma levemente escavada; D - palma escavada; E - escavação profunda; F - carpo com extremidade em forma de 'V'.

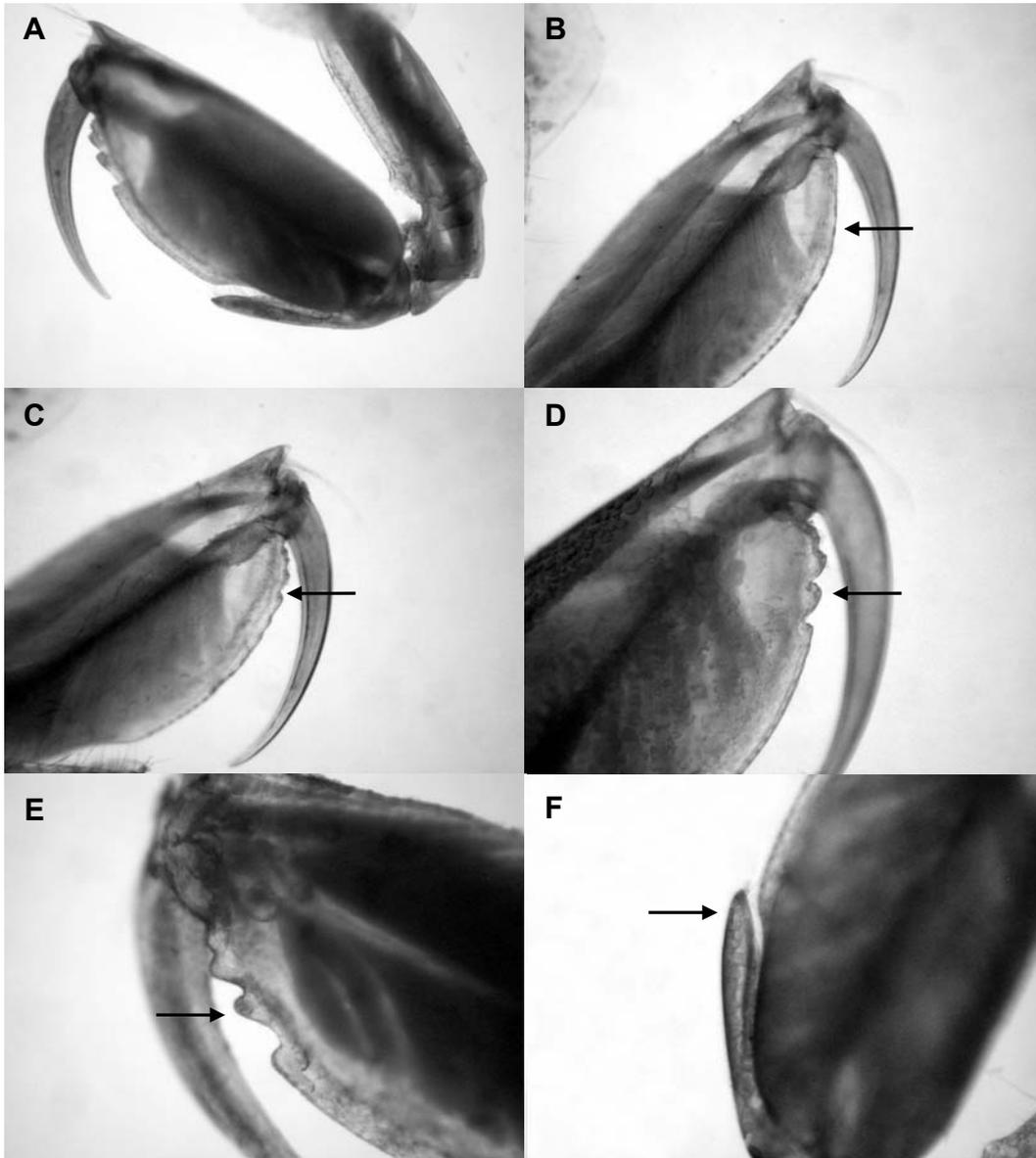


Figura 9: Gnatópodo dois da fêmea de *Leucothoe* sp evidenciando a variação no padrão de escavação da palma do própodo e morfologia do carpo. A - Vista geral; B - palma sem escavação; C - palma levemente escavada; D - palma escavada; E- escavação profunda; F- carpo com extremidade arredondada.

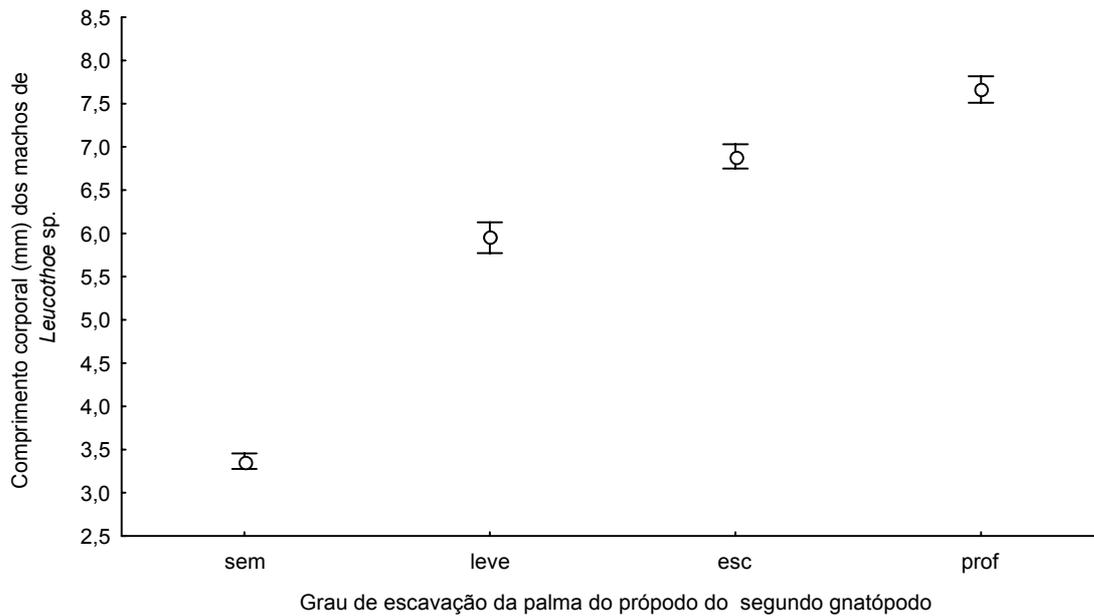


Figura 10: Variação do comprimento médio dos machos de *Leucothoe* sp. em função de cada grau de escavação da palma do própodo do gnatópodo 2. Sem = sem escavação; leve = levemente escavado; esc = escavado; prof = escavação profunda. Barras verticais representam 95% do intervalo de confiança.

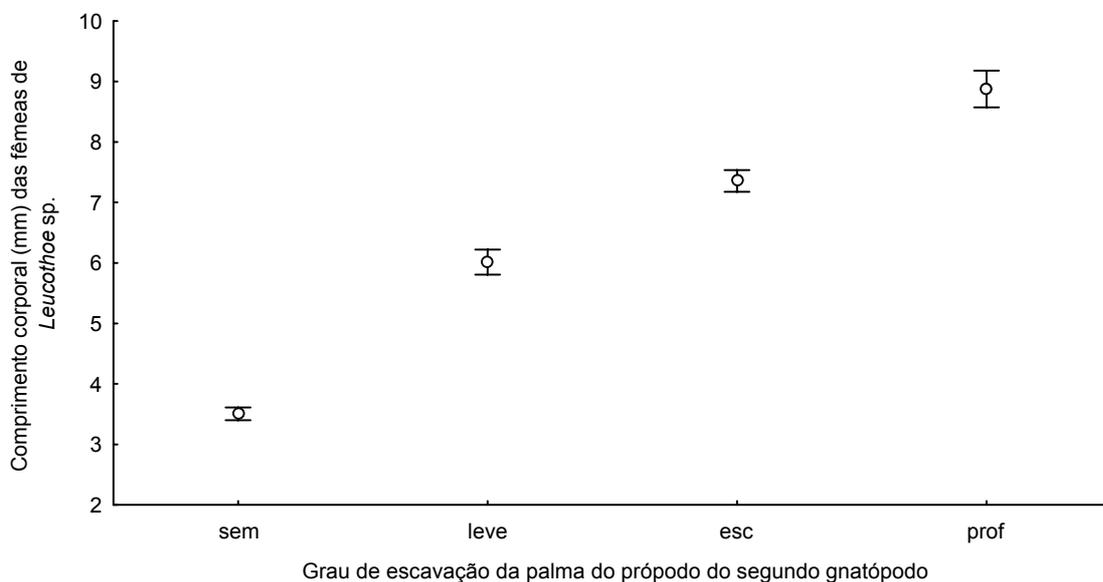


Figura 11: Variação do comprimento médio das fêmeas de *Leucothoe* sp. em função de cada grau de escavação da palma do própodo do gnatópodo 2. Sem = sem escavação; leve = levemente escavado; esc = escavado; prof = escavação profunda. Barras verticais representam 95% do intervalo de confiança.

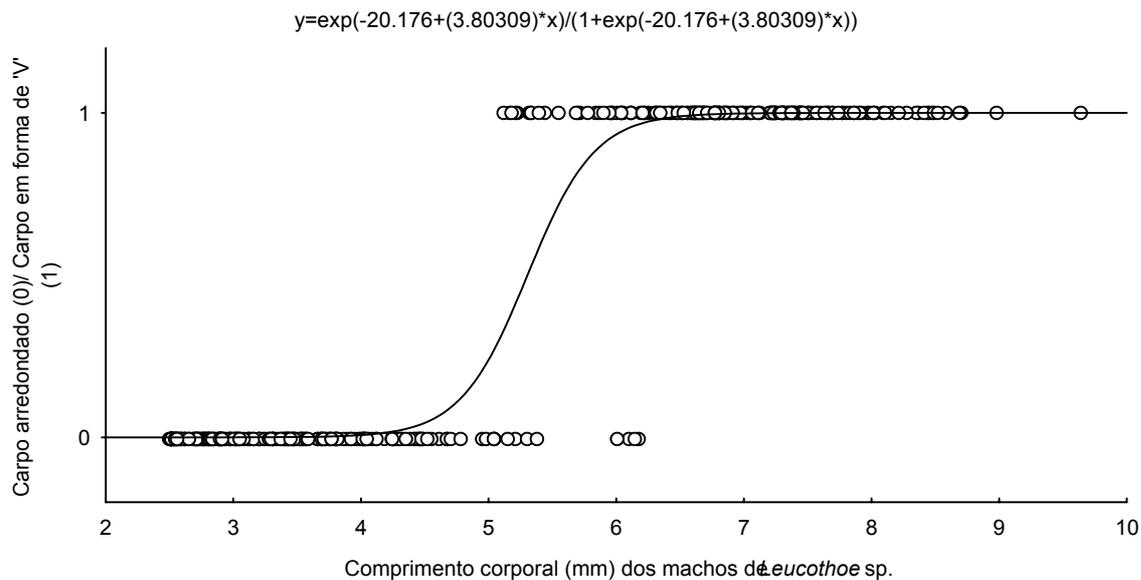


Figura 12: Regressão logística entre a morfologia do carpo e comprimento corporal (mm) dos machos de *Leucothoe* sp. (0) - carpo do gnatópodo 2 arredondado, (1) - carpo em forma de 'V'.

DISCUSSÃO

Fecundidade

A presença do oostégito totalmente desenvolvido, isto é com muitas cerdas nas suas margens, indica que as fêmeas estão prontas para se reproduzir ou mesmo que já houve a saída ou liberação de juvenis para o ambiente (Sheader & Chia 1970). Adicionalmente, essa característica funciona como um indicativo, de certo modo, da iteroparidade destes crustáceos, uma vez que as fêmeas de gamarídeos após um evento reprodutivo sofrem mudas, perdendo os oostégitos, que posteriormente se desenvolvem novamente para uma nova reprodução (Barnard & Karaman 1991; Leite 1996). Sendo assim, as fêmeas de *Leucothoe* sp. parecem se reproduzir mais de uma vez durante o período de vida transcorrido no interior de *Phallusia nigra*. Ao observar que a menor fêmea ovígera mediu 3,56 mm e que oostégitos em processo de desenvolvimento foram encontrados em

fêmeas que mediam de 3,76 a 9 mm aproximadamente, pode-se confirmar que as fêmeas de *Leucothoe* sp. apresentam mais de um período reprodutivo em função da variação de tamanho das fêmeas maduras. Esta estratégia reprodutiva observada em *Leucothoe* sp. confirma que os gamarídeos de regiões tropicais e subtropicais são geralmente caracterizados por multivoltinismo (Wildish 1982; Sainte-Marie 1991).

A ausência de variação no número médio de fêmeas maduras durante os meses de amostragem assim como sua presença constante durante todo o período amostrado reforça a idéia de que a reprodução foi contínua durante todo o ano. A ausência de período marcado de reprodução também já foi observada para talitrídeo *Pseudorchestoidea brasiliensis* encontrado no Rio de Janeiro que, assim como *Leucothoe* sp., se reproduz continuamente (Cardoso & Veloso 2001).

Foram encontrados ovos e embriões de *Leucothoe* sp. em 5 estágios de desenvolvimento embrionário. Entretanto, no marsúpio de uma mesma fêmea a grande maioria dos ovos ou embriões se apresentavam no mesmo estágio, indicando que a fertilização é sincrônica (Sheader & Chia 1970; Sheader 1977, Borowsky 1987). A maior parte dos ovos incubados de *Leucothoe* sp. estava nos dois primeiros estágios de desenvolvimento, o que sugere que os embriões permanecem maior tempo nos estágios iniciais de desenvolvimento embrionário do que nos estágios finais (Sheader & Chia 1970). O fato de terem sido encontradas poucas fêmeas com ovos no quarto estágio de desenvolvimento, assim como juvenis no marsúpio, corrobora esta hipótese e também indica que os juvenis podem sair do marsúpio rapidamente após emergirem dos ovos, em função de estarem em ambiente protegido (Borowsky 1986; Leite 1996; Cardoso & Veloso 2001).

Foi observado o aumento da raiz do volume dos ovos de acordo com o desenvolvimento embrionário de *Leucothoe* sp. Este aumento já foi observado em várias espécies de gamarídeos como *Marinogammarus obtusatus* (Sheader & Chia 1970), *Parathemisto gaudichaudi* (Sheader 1977), *Ampelisca macrocephala*, *A. birulai* e *Byblis* spp. (Highsmith e Coyle 1991), *Gammarus insensibilis* (Sheader 1996), *Crangonyx pseudogracilis* (Dick *et al.* 1998), *Gammarus lacustris* (Wilhelm & Schindler 2000) e *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Cardoso & Valoso 2001), sendo um processo freqüente entre os crustáceos (Davis 1981). O aumento no volume dos ovos é resultado da absorção de água e conseqüentemente conversão das reservas nutritivas em componentes estruturais (Sheader & Chia 1970; Sheader 1996; Manfred 2007).

Apesar deste aumento no volume dos ovos, o seu número não diminuiu com o avanço do desenvolvimento embrionário, assim como acontece em outras espécies de gamarídeos como *Parathemisto gaudichaudi* (Sheader 1977) e *P. brasiliensis* (Cardoso & Valoso 2001). Algumas descrições indicam que esta diminuição pode ocorrer devido à limitação do espaço no marsúpio causada pelo aumento do volume dos ovos, que conseqüentemente leva a perda acidental de ovos (Cardoso & Valoso 2001). Contudo, a perda acidental de ovos é rara (Sheader 1977; Barnard & Karaman 1991) e pode ser atribuída também à remoção ativa de ovos inviáveis durante os estágios iniciais de desenvolvimento. Isto refletiria na diminuição do número de ovos nos estágios finais, como já demonstrado para fêmeas de *Crangonyx pseudogracilis* (Dick *et al.* 1998). De maneira geral, a maioria dos ovos depositados no marsúpio de *Leucothoe* sp. completa o seu desenvolvimento e isto pode ser reflexo da estabilidade ambiental proporcionada pela ascídia hospedeira (Ortiz 1975; Thiel 1999 ; 2000).

Examinando a relação do número de ovos e seu volume médio em função do tamanho das fêmeas de *Leucothoe* sp., foi observado que o volume dos ovos não depende da quantidade de ovos produzidos por desova ou do tamanho das fêmeas, sendo assim tanto fêmeas grandes como pequenas podem produzir ovos com volumes médios semelhantes (van Dolah & Bird 1980; Steele & Steele, 1991). Isto indica que o investimento energético em cada ovo nos diferentes tamanhos de fêmeas é semelhante. Adicionalmente, os volumes médios dos ovos não variam entre os períodos de amostragem. Isto permite indiretamente estimar que o tempo de desenvolvimento dos ovos não variou entre os meses de estudo, uma vez que existe uma relação direta entre volume dos ovos, tempo de desenvolvimento e temperatura (Sheader 1996). A variação da temperatura do Canal de São Sebastião não influenciou sobre o tamanho ou desenvolvimento dos ovos e em parte isso pode se dever tanto à ausência de oscilações extremas de temperatura como em função da associação com a ascídia, que forneceria um ambiente mais abrigado.

O número de ovos produzidos por *Leucothoe* sp. aumenta com o tamanho corporal da fêmea. Esta relação é comum entre os crustáceos malacóstracos (Jensen, 1958) e freqüentemente encontrada entre os gamarídeos (Borowsky 1986; Cardoso & Valoso 2001) e já foi descrita tanto para *Leucothoe spinicarpa* (Thiel 1999) como para *Leucothoe* 'ascidícola' e 'espongícola' (Thiel 2001).

A fecundidade média do *Leucothoe* sp. foi menor ($\bar{X} = 25 \pm 3,31$ ovos do 1º estágio) do que a observada em *Leucothoe spinicarpa* ($\bar{X} = 31,45 \pm 2,85$) (Thiel 1999) e maior que a apresentada por *Leucothoe* 'ascidícola' e 'espongicola' (Thiel 2000), que em média produziram 20 ovos. Variações nas estratégias reprodutivas de gamarídeos podem ser influenciadas por fatores físicos como profundidade, variação sazonal e gradiente

latitudinal (Wildish 1982; Sheader 1983; 1996; Sainte-Marie 1991; Wilhelm & Schindler 2000; Appadoo & Myers 2004), assim como por fatores biológicos, como a morfologia do hospedeiro e interações intraespecíficas (Thiel 2000). O gradiente latitudinal e a temperatura podem explicar parte desta variação na fecundidade das espécies de *Leucothoe*, uma vez que os estudos de Thiel (1999; 2000) foram desenvolvidos na Flórida, onde a variação na temperatura da água é mais marcante (15° C nos meses de inverno e 30°C nos meses de verão), enquanto no Canal de São Sebastião a temperatura entre os meses de estudo variou entre 21,9 °C e 25,2 °C.

Interações intraespecíficas não foram objeto deste estudo, contudo, existem indicações de que um novo evento reprodutivo pode ser retardado devido à permanência por um período longo de juvenis no mesmo ambiente que as fêmeas como foi observado no gamarídeo *Casco bigelowi* (Thiel 2003) ou ainda fêmeas ovígeras de *Leucothoe* 'ascidícola' podem inibir a reprodução de outras fêmeas reprodutivas na mesma ascídia (Thiel 2000).

Dimorfismo sexual

Fêmeas e machos de *Leucothoe* sp. apresentam dimorfismo sexual com relação à morfologia do carpo do segundo gnatópodo. Nas análises taxonômicas de Leucothoidae, esta estrutura, assim como as escavações nos própodos, são consideradas importantes, inclusive para diferenciar os sexos. Hartnoll (1982) afirmou que o desenvolvimento de características sexuais secundárias reflete diferenciação e maturação sexual em crustáceos, enquanto Barnard e Karaman (1991) afirmaram que o dimorfismo sexual é bem evidente e freqüente entre os gamarídeos. Por outro lado, nem sempre estas características podem indicar maturação sexual, porque freqüentemente não ocorre uma

sincronia entre o aparecimento destas características morfológicas com a maturação das gônadas (Hartnoll 1982). Para *Leucothoe* sp. o aparecimento desta característica diferencial do carpo pode ser um indício do começo da atividade sexual, uma vez que a razão sexual na classe de tamanho em que esta característica se diferencia, é desviada para fêmeas. Este desvio pode ser o indicativo de uma migração diferencial entre os sexos, todavia, estudos adicionais de comportamento reprodutivo são necessários para comprovar esta hipótese.

O padrão de escavação no própodo do segundo gnatópodo de *Leucothoe* sp. pode ser considerado como critério de dimorfismo sexual apenas para indivíduos maiores, uma vez que sofre modificação ao longo do crescimento. Diferenças entre características sexuais secundárias são utilizadas para separação entre machos e fêmeas e para identificação específica (Barnard & Karaman 1991), contudo, a maioria destas características só é evidenciada em animais adultos. Investigações durante o seu crescimento podem contribuir para solucionar problemas de identificação de espécies como o que ocorre com o complexo *Leucothoe spinicarpa*.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A associação entre *Leucothoe* sp. e *Phallusia nigra* foi constante e não variou no período de estudo e também não foi influenciada pela biomassa da ascídia.

Indivíduos de todos os estágios de desenvolvimento de *Leucothoe* sp. foram encontrados associados a *P. nigra*, assim estas ascídias constituem um ambiente estável e propício para reprodução e alimentação para este associado.

Grande parte da população de *Leucothoe* sp. foi constituída de jovens. O menor número de indivíduos adultos pode estar relacionado a vários fatores como mortalidade e saída da maioria dos jovens para buscar novos hospedeiros ou ainda a eventos como competição e predação.

A razão sexual de *Leucothoe* sp. indica dominância das fêmeas, fato provavelmente relacionado com migração e mortalidade diferencial dos machos.

O ciclo de vida de *Leucothoe* sp. pode ser caracterizado como semi- anual, e ao longo deste período pode reproduzi-se várias vezes sem apresentar pico marcado para este evento. Estas características de história de vida de *Leucothoe* sp. foram identificadas pela presença constante de fêmeas ovígeras além do elevado número de indivíduos jovens nesta população durante o período de estudo, o que está de acordo com as características dos ciclos de vida dos gamarídeos das regiões subtropicais.

Assim como ocorre em muitos crustáceos a fecundidade das fêmeas de *Leucothoe* sp esteve positivamente relacionada com tamanho, portanto, está de acordo com o esperado.

Machos e fêmeas de *Leucothoe* sp. apresentam características morfológicas que de acordo com o crescimento destes indivíduos evidenciam um forte dimorfismo sexual.

Apesar do conhecimento existente acerca das associações entre os leucotoídeos e seus hospedeiros, são necessários estudos mais aprofundados sobre esta relação especificamente sobre o crescimento e a morfologia dos representantes dos gêneros *Leucothoe*, pois se percebe que muitas espécies podem ter sido identificadas de forma equivocada pela grande semelhança das estruturas morfológicas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APPADOO, C. & MYERS, A. A. 2004. Reproductive bionomics and life history traits of three gammaridean amphipods, *Cymadusa filosa* Savigny, *Ampithoe laxipodus* Appadoo and Myers and *Mallacoota schellenbergi* Ledoyer from the tropical Indian Ocean (Mauritius). **Acta Oecologica 26**: 227-238.
- ARASAKI, E.; MUNIZ, P. & PIRES-VANIN, A. S. 2004. A functional analysis of the benthic macrofauna of the São Sebastião Channel (Southeastern Brazil). **Marine Ecology 25 (4)**: 249-263.
- BAEZA, J. A. & THIEL, M. 2000. Host use pattern and history of *Liopetrolisthes migra*, a crab associate of the black sea urchin *Tetrapygus niger*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 80**: 639-645.
- BAEZA, J. A.; STOTZ, W. & THIEL, M. 2001. Life history of *Allopetrolisthes spinifrons*, a crab associate of the sea anemone *Phymactis clematis*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 81**: 69-76.
- BARNARD, J. L. 1974. **Gammaridean Amphipoda of Australia. Part II**. Smithsonian Contributions to Zoology, Washington, D.C., 139: 1-148.
- BARNARD, J. L. & KARAMAN, G. S. 1991. **The families and genera of marine Amphipoda (except marine gammaroids)**. Records of the Australian Museum, Supplement 13, part 1- 2: 1-866.
- BAUER, A; HAINE, E. R.; PERROT-MINNOT, M. J & RIGAUD T. 2005. The acanthocephalan parasite *Polymorphus minutus* alters the geotactic and clinging

behaviours of two sympatric amphipod hosts: the native *Gammarus pulex* and the invasive *Gammarus roeseli*. **Journal of Zoology** **267 (1)**: 39-43

BELL, J. L. 1984. Changing residence: dynamics of the symbiotic relationship between *Dissidactylus mellitae* Rathbun (Pinnotheridae) and *Mellita quinquesperforata* (Leske) (Echinodermata). **Journal Experimental Marine Biology and Ecology** **82**:101-115.

BEZERRA, L. E. A. & COELHO P. A. 2006. Crustáceos decápodes associados a esponjas no litoral do Estado do Ceará, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **23(3)**: 1038-1043.

BHATTACHARYA, C. G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. **Biometrics** **23**: 115-135.

BIERNBAUM, C. K., 1981. Seasonal changes in the amphipod fauna of *Microciona prolifera* (Ellis and Solander) (Porifera: Demospongia) and associated sponges in a shallow salt-marsh creek. **Estuaries** **4**: 85-96.

BOROWSKY, B. 1986. Laboratory observations of the pattern of reproduction of *Elasmopus levis* (Crustacea: Amphipoda). **Marine Behaviour Physiology** **(12)**: 245-256.

BOROWSKY, B. 1987. The effects of embryos of different developmental stages on reproductive behavior and physiology in brooding females of the amphipod crustacean *Gammarus palustris*. **Biological Bulletin** **172**: 155-160.

BROOK, H. J.; RAWLINGS, T. A. & DAVIES, R. W. 1994. Protogynous sex change in the intertidal isopod *Gnorimosphaeroma oregonense* (Crustacea: Isopoda). **Biological Bulletin** **187**: 99 -111.

- BULNHEIN, H. P. 1978. Interaction between genetic, external and parasitic factors in sex of the crustacean amphipod *Gammarus duebeni*. **Helgolander wiss. Meeresunters** **31**: 1-33.
- CARDOSO, R. S. & VELOSO, V. G. 2001. Embryonic development and reproductive strategy of *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: Talitridae) at Prainha Beach, Brazil. **Journal of Natural History** (35): 201-211
- CASTRO, P. 1978. Movements between coral colonies *Trapezia ferruginea* (Crustacea: Brachyura), an obligate symbiont of scleractinian corals. **Marine Biology** **446**:237-245.
- CASTRO-FILHO, B. M.; MIRANDA, L. B. & MIYAO, S. Y. 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. **Boletim do Instituto Oceanográfico** **35(2)**: 135-151.
- COSTELLO, M. J. & MYERS, A. A. 1987. Amphipod fauna of the sponges *Halichondria panicea* and *Hymeniacidion perleve* in Lough Hyne, Ireland. **Marine Ecology Progress Series** **41**: 115-121.
- DAVIS, C. C. 1981. Mechanisms of hatching in aquatic invertebrate eggs. II **Oceanography and Marine Biology an Annual Review** (19): 95-123.
- DALBY, JR. J. E., 1996. Nemertea, copepod, and amphipod symbionts of the dimorphic ascidian *Pyura stolonifera* near Melbourne, Australia: specificities to host morphs, and factors affecting prevalences. **Marine Biology** **126**: 231-243.

- DENADAI, M. R., 1997. **Estrutura de comunidades de moluscos entremarés das praias do Canal de São Sebastião (SP)**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, SP.
- DENADAI, M. R. 2001. **Moluscos de praias arenosas do Canal do São Sebastião, SP. Tese de Doutorado**. Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, SP.
- DIAS, N. & SPRUNG, M. 2003. Population dynamics of the amphipod *Orchestia gammarellus* (Talitridade) in a Rio Formosa saltmarsh (Southern Portugal). **Crustaceana** **76 (9)**: 1124-1141.
- DICK, J. T. A.; FALON, S. E. & ELWOOD, R. W. 1998. Active brood care in an amphipod: influences of embryonic development, temperature and oxygen. **Animal Behaviour** **56**: 663-672.
- DUARTE, L. F. L. & MORGADO, E. H. 1983. Crustáceos parasitos de invertebrados associados à esponja *Zygomycale parishii* (Bowerbank) e ao briozoário *Schizoporella unicornis* (Johnston, 1847). **Iheringia - Série Zoologia** **62**: 03-11.
- DUARTE, L. F. L. & NALESSO R. C. 1996. The sponge *Zygomycale parisshi* (Bwerbank) and its endobiotic fauna. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** **42**: 139-151.
- DUFFY, J. E., 1996. Species boundaries, specialization, and the radiation of sponge-dwelling alpheid shrimp. **Biological Journal of the Linnean Society** **58**: 307-324.
- DUFFY, J. E. 2002. **The ecology and evolution of eusociality in sponge-dwelling shrimp**. In: Kikuchi, T. (editor). Genes, Behavior, and Evolution in Social Insects. University of Hokkaido Press, Sapporo, Japan.

- ERDMAN, R. B. & BLAKE, N. J. 1987. Population dynamics of the sponge-dwelling alpheid *Synalpheus longicarpus*, with observations on *S. brooksi* and *S. pectiniger*, in shallow-water assemblages of the eastern Gulf of Mexico. **Journal of Crustacean Biology** 7: 328-337.
- FISHER, R. A. 1930. **The general theory of natural selection**. 2nd rev. (ed), Doven, New York, USA, 291p.
- GAYANILO, F. C. JR. & PAULY, D. 1997. **FAO-ICLARM stock assessment tools (FiSAT) reference manual**. Rome: FAO computerized information series (Fisheries) 8.
- GIORDANO, F. 1986. **Ouriços do sublitoral rochoso da região de São Sebastião, São Paulo - uma abordagem ecológica**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP.
- HAMEL, J. F.; NG, P. K. L. & MERCIER, A. 1999. Live cycle of pea crab *Pinnotheres halingi* sp. nov., an obligate symbiont of sea cucumber *Holothuria scabra* Jaeger. **Ophelia** 50: 149-175.
- HARTNOLL, R. G. 1982. **Growth**. In D. E. Bliss (ed). The biology of Crustacea, Embryology, Morphology, and Genetics. New York: Academic Press Inc 11-116.
- HAY, M. E.; DUFFY, E. J. & PFISTER C. A. 1987. Chemical defense against different marine herbivores: are amphipods insect equivalents? **Ecology** 68 (6): 1567-1580.
- HAY, M. E. & DUFFY, E. J. 1990. Host-plant specialization decreases predation on a marine amphipod: an herbivore in plant's clothing. **Ecology** 71 (2): 733-743.

- HECK, K. L & WETSTONE, G. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. **Journal of Biogeography** **4**: 135-142.
- HIGHSMITH, R. C. & COYLE, K. O. 1991. Amphipod life histories: Community structure, impact of temperature on decoupled growth and maturation rates, productivity, and P:B ratios. **American Zoologist** **31**: 861-873.
- HILTON, C.; WALDE, S. J. & LEONARD, M. L. 2002. Intense episodic by shorebirds may influence life history strategy of an intertidal amphipod. **Oikos** **99**: 368-376.
- JACOBI, C. M. 1987. Spatial and temporal distribution of amphipoda associated with mussel beds from the Bay of Santos (Brazil). **Marine Ecology Progress Series** **35 (1-2)**: 51-58
- JACOBUCCI, G. B. 2005. **Interações *Sargassum*-epífitas-anfípodes herbívoros na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo**. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia - Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP.
- JACOBUCCI, G. B. & LEITE, F. P.P 2006. Biologia populacional das espécies de Ampithoidae (Crustacea, Amphipoda) associadas a *Sargassum filipendula* (Phaeophyta, Fucales) na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **23(4)**:1207-1216.
- JACOBUCCI, G. B.; MORETTI, D.; SILVA, E. M. & LEITE, F. P. P. 2002. Caprellid amphipods on *Sargassum cymosum* (Phaeophyta): depth distribution and population biology. **Nauplius** **10 (1)**: 27-36.

- JENSEN, J. P. 1958. The relation between body size and number of eggs in marine malacostrakes. **Meddelelser Fra Danmarks Fiskeri Og Havundersogelser 2**: 1-25.
- JENSEN T.; JENSEN K. T & MOURITSEN K. N 1998. The influence of the trematode *Microphallus claviformis* on two congeneric intermediate host species (*Corophium*): infection characteristics and host survival. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 227 (1)**: 35-48.
- KELLY, A.; HATCHER, M. J. & DUNN, A. M. 2004. Intersexuality in the amphipod *Gammarus duebeni* results from incomplete feminisation by vertically transmitted parasitic sex ratio distorter *Nosema granulosis*. **Evolutionary Ecology 18**: 121-132.
- KRAPP-SCHICKEL, T. & MENIOUI, M. 2005. *Leucothoe* species (Amphipoda, Crustacea) from Moroccan Atlantic coasts with discussion on spinicarpa-group. **Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona 29, Botanica Zoologica**: 63-83.
- LEITE, P. P. L. 1996. Crescimento e reprodução de *Hyale media* Dana (Amphipoda, Gammaridae, Hyalidae) associada a *Sargassum cymosum* C. Agardh. **Revista Brasileira de Zoologia 13(3)**: 597-606.
- LEITE, F. P. P. & LEITE, P. E. P. 1997. Desenvolvimento morfológico e dos ovários de *Kalliapseudes schubarti* Mané-Garzon, (Crustacea, Tanaidacea) do Canal de São Sebastião SP, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia 14(3)**: 675-683.
- LEITE, F. P. P.; TURRA, A. & SOUZA, E. C. F. 2003. Population biology and distribution of the tanaid *Kalliapseudes schubarti* Mañé-Garzon, 1949, in an intertidal flat in southeastern Brasil. **Brazilian Journal of Biology 63(3)**: 469-479.

- LEITE, F. P. P & WAKABARA, Y. 1989. Aspects of marsupial and post-marsupial development of *Hyale media* (Dana) 1853 (Hyalidae, Amphipoda). **Bulletin of Marine Science** **45 (1)**: 85-97.
- LYONS, J. & MYERS, A. A. 1993. Amphipoda Gammaridea from coral rubble in the Gulf of Aqaba, Red Sea: families Megaluroidea, Melitidae, Phliantidae, Phoxocephalidae and Urothoidea. **Journal of Natural History** **27**:575-598.
- LOTUFO, T. M. C. 2002. **Ascidacea (Chordata: Tunicata)**. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, SP.
- MANFRED, P. 2007. Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. **Freshwater Biology** **52**: 50–63
- MARTIN-SMITH, K. M. 1993. Abundance of mobile epifauna: the role of habitat complexity and predation by fishes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **23**: 135-150.
- MCCURDY, D. G.; FORBES, M. R.; MAUTNER, S. I.; COOK, K.; LOGAN, S. L. & LANCASTER, D. 2004. Are female-biased sex ratios in a key amphipod caused by male-biased predation or sex-distorting parasites? **Integrative and Comparative Biology** **44 (6)**: 727-727.
- MORGADO, E. H. & TANAKA, M. O. 2001. The macrofauna associated with the bryozoan *Schizoporella errata* (Walters) in southeastern Brazil. **Scientia Marina** **65**: 173-181.

- NALESSO, R. C.; DUARTE, L. F. L.; PIEROZZI, J. R. I. & ENUMO, E. F. 1995. Tube epifauna of Polychaeta *Phyllochaetopterus socialis* Claparède. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** **41**: 91-100.
- NELSON, W. & DEMETRIADES, L. 1992. Peracarids associated with sabellariid worm rock (*Phragmatopoma lapidosa* Kinberg) at Sebastian Inlet, Florida, U.S.A. **Journal of Crustacean Biology** **12**: 647-654.
- NOGUEIRA, J. M. M. 2003. Fauna living in Colonies of *Mussismilia hiapida* (Verrill) (Cnidaria: Scleractinia) in Four South-eastern Brazil Islands. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **46 (3)**:421-432.
- OLIVEIRA, D. A. 2004. **Distribuição Espacial e Temporal dos Amfípodes Gamarídeos Associados a Diferentes Substratos Secundários do Costão Rochoso de Praias do Litoral Norte do Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP.
- OLIVEIRA, E. & MASUNARI, S. 2006. Distribuição temporal de densidade de *Aporobopyrus curtatus* (Richardson) (Crustacea, Isopoda, Bopyridae), um parasito de *Petrolisthes armatus* (Gibbes) (Crustacea, Anomura, Pocerllanidae) na Ilha do Farol, Matinhos, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **23 (4)** :1188-1195.
- ORTIZ, L. M. 1975. Alguns datos ecológicos de *Leucothoe spinicarpa* Abildgaard (Amphipoda, Gammaridae) en aguas cubanas. **Ciencias, Serias 8: Investigaciones Marinas** **16**: 1-12.
- ORTIZ, L. M. & LALANA, R. 1992. Parasitos de anfipodos (Gammaridea de Cuba). **Revista de Investigaciones Marinas** **13**: 39-48.

- PEATTIE, M. E. & HOARE, R. 1981. The sublittoral ecology of the Manai Strai. II. The sponge *Halichondria panicea* (Pallas) and its associated fauna. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** **13**: 621-635.
- POORE, A. G. B.; WATSON, J. M.; NYS, R.; LOWRY, J. K. & STEINBERG, P. D. 2000. Patterns of host use among alga and sponge associated amphipods. **Marine Ecology Progress Series** **183**: 183-196.
- PRATO, E. & BIANDOLINO, F. 2006. Life history of the amphipod *Corophium insidiosum* (Crustacea: Amphipoda) from Mar Piccolo (Lionian Sea, Italy). **Scientia Marina** **70** (3): 355-362.
- RIBEIRO, M. S.; OMENA, E. P. & MURICY, G., 2003. Macrofauna associated to *Mycale microsigmatosa* (Porifera, Demospongia) in Rio de Janeiro State, SE Brazil. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** **57**: 951-959.
- ROCHA, R. M. 1988. **Ascídias coloniais do canal de São Sebastião**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Campinas, SP.
- ROCHA, R. M., LOTUFO, T. M. & RODRIGUES, S. A. 1999. The biology of *Phallusia nigra* Savigny, 1816 (Tunicata: Ascidiacea) in southern Brasil: spatial distribution and reproductive cycle. **Bulletin of Marine Science** **64** (1): 77-87.
- RODRIGUES, S. A.; ROCHA, R. M. & LOTUFO, T. M. C. 1998. **Guia ilustrado para identificação das ascídias do Estado de São Paulo**, São Paulo: Fapesp - Instituto de Biociências – USP, 190 p.

- RUFFO, S. (ed) 1989. **The Amphipoda of Mediterranean: Part 2**. Mémoires de l'Institut Océanographique, Monaco 13: 365-575.
- RUFFO, S. (ed.) 1998. **The Amphipoda of the Mediterranean: Parte 4**. Mémoires de l'Institut Océanographique, Monaco, 13.
- SAINTE-MARIE, B. 1991. A review of the productive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. **Hydrobiologia 223**: 189-227.
- SEPÚLVEDA R.; CANCINO J. M. & THIEL, M. 2003. The peracarid epifauna associated with the ascidian *Pyura chilensis* (Molina, 1782) (Asciacea: Pyuridae). **Journal of Natural History 37 (13)**: 1555-1569.
- SEREJO, C. S. 1998a. Gammaridean and caprellidean fauna (Crustacea) associated with the sponge *Dysidea fragilis* Johnston at Arraial do Cabo, Rio de Janeiro. **Bulletin of Marine Science 63**: 363-385.
- SEREJO, C. S., 1998b. The genus *Leucothoe* (Crustacea, Amphipoda) from the Brazilian coast. **Beaufortia 48 (6)**: 105-135.
- SCIPIONE, M. B. 1998. **Amphipod biodiversity in the foliar stratum of shallow-water *Posidonia oceanica* beds in the Mediterranean Sea**. In Schram, F. R. & C. Vaupel-Klein. Crustaceans and the Biodiversity Crisis. Brill, Leiden, Netherlands 1021p.
- SHEADER, M. & CHIA, F. 1970. Development, fecundity and brooding behaviour of the amphipod, *Marinogammarus obtusatus*. **Journal Marine Biology Association of the United Kingdom 50**: 1079 - 1099.

- SHEADER, M. 1977. Breeding and marsupial development in laboratory - maintained *Parathemisto gaudichaudi* (Amphipoda). **Journal Marine Biology Association of the United Kingdom** **57**: 943-954.
- SHEADER, M. 1996. Factors influencing egg size in the gammarid amphipod *Gammarus insensibilis*. **Marine Biology** **124**: 519-526.
- SHUSTER, S. M. 1987. Alternative reproductive behaviors: three discrete male morphs in *Paracerceis sculpta* an intertidal isopod from the northern Gulf of California. **Journal of Crustacean Biology** **7**: 318-327.
- SHUSTER, M. S. 1989a. Female sexual receptivity associated with molting and differences in copulatory behavior among and tree male morphs in *Paracerceis sculpta* (Crustacea: Isopoda). **Biological Bulletin** **177**: 331-337.
- SILVA, L. S. 1995. **Condições oceanográficas no Canal de São Sebastião e na região costeira adjacente: Variações sazonais entre fevereiro de 1994 a março de 1995**. Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. São Paulo, SP.
- SKADSHEIN, A. 1984. Coexistence and reproductive adaptations of amphipods: the role environmental heterogeneity. **Oikos** **43**: 94-103.
- STEELE, D.H. & STEELE, V. J. 1991. **Morphological and environmental restraints on egg production in amphipods**. In: Wenner, A., Kuris, A. (Eds.). Crustacean Egg Production. A. A. Balkema, Brookfielg, Rotterdam: 157-170.

- SVANE, I. & SETYOBUDIANDI, I. 1996. Diversity of associated fauna in beds of the blue mussel *Mytilus edulis* L.: effects of location, patches size, and position within a patch. **Ophelia** **45**:39-53.
- SVAVARSSON, J. 1990. Life cycle and population dynamics of symbiotic copepod *Lichomolgus canui* Sars associated with the ascidian *Halocynthia pyriformis*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **142**: 1-22.
- TANAKA, M. O. & LEITE, F. P.P. 2003. Spacial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Mertens) Martius: analyses of faunal groups, gammarid life habits, and assemblage structure. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **293**: 1-22
- THIEL, M. 1998. Reproductive biology of deposit-feeding amphipod, *Casco bigelowi* with extended parental care. **Marine biology** **132**: 107-116.
- THIEL, M. 1999. Host-use and population demographics of the ascidian-dwelling amphipod *Leucothoe spinicarpa* - indication for extended parental care and advanced social behaviour. **Journal of Natural History** **33**: 193-206.
- THIEL, M. 2000. Population and reproductive biology of two sibling amphipod species from ascidians and sponges. **Marine Biology** **137**: 661-674.
- THIEL, M. & BAEZA, J. A. 2001. Factors affecting the social behaviour of crustaceans living symbiotically with other marine invertebrate: a modeling approach. **Symbiosis** **30**: 163-190.

- THOMAS, J. D. 1993. Biological monitoring and tropical diversity in marine environments: a critique with recommendations, and comments on the use of amphipods as bioindicators. **Journal of Natural History** **27**: 795-806.
- THOMAS, J. D. & KLEBBA, K. N. 2006. Studies of commensal leucothoid amphipods: two new sponge-inhabiting species from South Florida and the Western Caribbean. **Journal of Crustacean Biology** **26** (1): 13-22
- TSOI, K. & CHU, K. 2005. Sexual dimorphism and reproduction of the amphipod *Hyale crassicornis* Haswell (Gammaridae: Hyalidae). **Zoological Studies** **44** (3): 382-392.
- VADER, W. & BEEHLER C. L. 1983. *Metopa glacialis* (Amphipoda, Stenothoidae) in the Barentes and Beaufort Seas, and its association with the lamellibranches *Musculus niger* and *M. discors* s.l. **Astarte** **12**: 57-61.
- VOULTSIADOU-KOUKOURA M. E.; KOUKOURAS A. & ELEFThERIOU A. 1987. Macrofauna associated with the sponge *Verongia aerophoba* in the North Aegean Sea. **Estuarine, Coastal and Shelf Science** **24**: 265-278.
- WELLBORN, G. A. 1994. Size-biased predation and prey life-histories - a comparative-study of fresh-water amphipod populations. **Ecology** **75** (7): 2104-2117.
- WELLBORN, G. A. 1995. Determinants of reproductive success in freshwater amphipod species that experience different mortality regimes. **Animal Behaviour** **50** (2):353-363
- WENNER, A. M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. **The American Naturalist** **106** (949); 321-350.

- WESTINGA, E. & HOETJES, P.E. 1981. The intrasponge fauna of *Spherospongia vesparia* (Porifera, Demospongiae) at Curaçao and Bonaire. **Marine Biology** **62**:139-160.
- WILDISH, D. J. 1982. Evolutionary ecology of reproduction in Gammaridean Amphipoda. **International Journal of Invertebrate Reproduction** **5**: 1-19.
- WILHELM, F. M. & SCHINDLER, D. W. 2000. Reproductive strategies of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) along an elevation gradient. **Functional Ecology** **14**: 413-422.
- ZAR, J. H. 1996. **Biostatistical analysis**. 3rd ed. Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall, 661p.