

BIOLOGIA REPRODUTIVA DO SIRI-AZUL *Callinectes sapidus* NO ESTUÁRIO DA LAGOA DOS PATOS, RS, BRASIL

Marcos Alaniz RODRIGUES^{1*} e Fernando D'INCAO¹

RESUMO

Foi observado o estado reprodutivo e definidas as relações gonadais de *Callinectes sapidus* no estuário e área oceânica adjacente da Lagoa dos Patos, RS, a partir de dados de captura por unidade de esforço e fecundidade. Foram realizadas coletas mensais entre abril de 2008 e abril de 2010. O tamanho de primeira maturação (LC₅₀) do siri-azul foi estimado em 108 mm de largura de carapaça para machos e 115 mm para fêmeas. Houve um aumento na relação gonadosomática durante os meses de inverno e uma diminuição durante os meses de verão. A relação gonadal permite inferir que o período de cópula e desenvolvimento gonadal está delimitado entre o inverno e a primavera. Pela proporção dos estádios de desenvolvimento das gônadas no início do inverno, a maior parte das fêmeas apresentou gônadas imaturas, enquanto que no verão, a maioria das fêmeas analisadas possuía gônada em repouso, indicando desova recente. A espécie apresenta reprodução sazonal bem marcada para o estuário, com machos maturando com tamanho menor do que as fêmeas. Na temporada reprodutiva de 2008 notou-se um equilíbrio entre o número de machos e fêmeas no interior do estuário, o que não se repetiu na temporada de 2009, talvez pelo alto volume de chuvas registrado neste período, que pode ter causado a migração de fêmeas em busca de salinidades mais elevadas para desova. *Callinectes sapidus* é sensível a alterações ambientais, e prolongados períodos de chuva, combinados com outros fatores ambientais como diminuição de salinidade, podem comprometer o estoque.

Palavras chave: Relações gonadais; crustáceos decápodos; reprodução; recursos pesqueiros; razão sexual

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF THE BLUE CRAB *Callinectes sapidus* ON THE PATOS LAGOON ESTUARY, RS, BRAZIL

ABSTRACT

In this study the reproductive state and the gonad relations of *Callinectes sapidus* were determined on the estuary and oceanic adjacent area on the Patos Lagoon, RS, Brazil, from catch per unit of effort and fecundity data. Monthly samples were collected from April of 2008 to April of 2010. The size of carapace at first maturation (LC₅₀) of the blue crab was estimated in 108 mm for males and 115 mm for females. There was an increase in the gonadosomatic relation during winter months, and a decrease during summer months. The gonad relation allows inferring that the copula and gonad development is delimited between winter and spring. Through the analysis of the proportion of gonad development stage, the majority of the females from the beginning of winter presented immature gonad, whereas in the summer, the majority of analyzed females had gonad in rest, indicating recent spawning. The species presents a well marked seasonal reproduction for the estuary, with males maturing at a smaller size than females. In the reproductive season of 2008, there was a balance between the sex ratio, which was not repeated in the 2009 season. It is possible that such phenomenon occurs due to the high volume of rainfall recorded during that period, causing migration of females to higher salinities for spawning. *Callinectes sapidus* is sensitive to environmental alterations, and longer periods of rainfall combined with other factors like low salinity and temperature can endanger future breeds.

Keywords: Gonadal relations; decapod crustaceans; reproduction; fishery resource; sex ratio

Artigo Científico: Recebido em 12/08/2013 – Aprovado em 08/04/2014

¹ Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Instituto de Oceanografia, Laboratório de Crustáceos Decápodos. Caixa Postal 474 – CEP: 96201-900 – Rio Grande – RS – Brasil. e-mail: alanizmarcos@gmail.com (*autor correspondente)

INTRODUÇÃO

O siri-azul *Callinectes sapidus* Rathbun 1896 é um importante recurso pesqueiro no estuário da Lagoa dos Patos, RS, Brasil, onde é considerado um predador bentônico chave, que influencia na perturbação do sedimento onde está inserido, causando estresse nas populações associadas (CAPITOLI *et al.*, 1978). Seu crescimento foi estudado por RODRIGUES e D'INCAO (2008) que afirmam que tanto machos quanto fêmeas podem viver até 3,5 anos no estuário, realizando cerca de 20 ecdises neste período.

A fecundidade é um importante parâmetro biológico, principalmente para espécies de valor comercial, porque contribui para a estimativa correta de parâmetros populacionais como o tamanho do estoque e o potencial reprodutivo (MANTELATTO e FRANSOZO, 1997; DUMONT e D'INCAO, 2004). Para os portunídeos, não existem características externas como cor ou tamanho dos indivíduos que possam indicar de forma rápida e precisa o momento em que estes atingem a maturidade sexual. Assim, torna-se necessário o desenvolvimento de métodos indiretos com grau de confiança satisfatório e que possam servir de subsídio no gerenciamento pesqueiro do recurso. Um destes métodos é a verificação da mudança de cor na gônada (OLIVEIRA, 2005). Entre os braquiúros, existe variação considerável na fecundidade, podendo esta variar em função do tamanho do corpo das fêmeas (HINES, 1988). A fecundidade dos portunídeos no Brasil foi estudada para *Callinectes danae* Smith, 1869 (BRANCO e AVILAR, 1992; SEVERINO-RODRIGUES *et al.*, 2012), para *Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (SANTOS, 1994), *C. ornatus* Ordway, 1563 (MANTELATTO e FRANSOZO, 1997) e para o siri-azul *C. sapidus* Rathbun, 1893 em três locais: no estuário da Baía da Babitonga (SC), no estuário da Lagoa dos Patos (RS), e no estuário de Cananéia (SP) (PEREIRA *et al.*, 2009; RODRIGUES *et al.*, 2011; SEVERINO-RODRIGUES *et al.*, 2012). A fecundidade é fator chave na sobrevivência da espécie e tem reflexos diretos no recrutamento de *C. sapidus*. Com relação à biologia reprodutiva de portunídeos no Brasil, podem ser citados trabalhos de MANTELATTO e FRANSOZO (1997, 1999) com *C. ornatus* na região de Ubatuba, em São Paulo, e BRANCO e AVILAR (1992), BARRETO *et al.*

(2006) e PEREIRA *et al.* (2009) com *C. danae* nos estuários da Lagoa da Conceição (SC), dos rios Botafogo e Carrapicho (PE) e na baía da Babitonga (SC), respectivamente.

A Lagoa dos Patos possui uma única comunicação com a área oceânica adjacente (KJERFVE, 1986), facilitando o estudo dos movimentos reprodutivos da espécie. Neste tipo de ambiente, concentra-se a saída de fêmeas para desova e a entrada de juvenis para recrutamento no estuário, onde se fixam em pradarias de macroalgas, principalmente, as de *Ruppia maritima* L. (EPIFANIO *et al.*, 2003; KENNEDY e CRONIN, 2007). A vazão nestes locais é controlada mais pelos ventos do que pela maré, tornando o primeiro um fator fundamental para os movimentos de entrada e saída de massas de água (GARCIA, 1998). O siri-azul distribui-se no interior do estuário e na área oceânica adjacente (MELO, 1996). Os machos se mantêm nas zonas internas do estuário, com tendência a migrar para zonas mais internas, onde a salinidade é mais baixa, enquanto as fêmeas vivem mais próximas à desembocadura do estuário, devido aos processos reprodutivos e migratórios (BUCHANAN e STONER, 1988; AGUILAR *et al.*, 2005; OLIVEIRA, 2005).

A determinação do tamanho de primeira maturação é um importante fator no potencial reprodutivo de uma espécie (SOMERTON e MACINTOSH, 1983; MANTELATTO e FRANSOZO, 1997; OH e HARTNOLL, 1999), principalmente quando esta possui importância econômica (PINHEIRO e FRANSOZO, 2002). Além disso, serve como ferramenta básica para a administração dos estoques, fornecendo informações adequadas para estabelecer tamanhos mínimos de captura e, conseqüentemente, novo dimensionamento de malhas das redes (BRANCO e FRACASSO, 2004). A determinação dos fatores que possam auxiliar no entendimento da biologia reprodutiva de *C. sapidus* poderá contribuir para a manutenção e preservação de estoques populacionais da espécie na Lagoa dos Patos e áreas adjacentes.

A relação em porcentagem entre o peso das gônadas e o peso total do corpo dos indivíduos parece ser um indicador eficiente do estado funcional dos ovários, pois existe estreita relação

entre o avanço do processo de maturação ovocitária e o aumento de seu volume, e conseqüentemente do peso dos ovários (VAZZOLER, 1996).

Outro indicador quantitativo que pode ser utilizado é o Fator de Condição gonadal (IG), que expressa a relação entre o peso das gônadas e o comprimento total elevado à potência "b" (coeficiente angular da regressão entre a razão do peso pelo comprimento) dos indivíduos. Em virtude disso, a variação da relação gonadossomática (RGS) pode fornecer informações importantes sobre o estado da população reprodutivamente ativa (VAZZOLER, 1996).

Neste trabalho foram estimados os parâmetros reprodutivos para a espécie *Callinectes sapidus* no estuário da Lagoa dos Patos, RS. Também foi observada a relação sazonal entre machos e fêmeas, para verificação de possíveis distorções na abundância e suas possíveis relações

com parâmetros ambientais. Com isso pode-se avaliar o estado reprodutivo da população ativa de fêmeas, e legitimar dados sobre a gravidade da exploração sofrida pelo estoque deste crustáceo, principalmente, nos meses de verão (período reprodutivo) mediante a pesca predatória.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram realizadas coletas mensais, entre abril de 2008 e abril de 2010, com auxílio de rede de arrasto de portas com malhas de 30 mm entre nós opostos na região do saco. A captura por unidade de esforço (CPUE) utilizada foi o número de indivíduos coletados por um arrasto de 5 minutos. Os 20 pontos de coleta foram delimitados para compreender toda a extensão de distribuição da espécie (Figura 1). Nove pontos foram estabelecidos fora da Barra de Rio Grande, na região oceânica adjacente, e 11 pontos no interior do estuário.

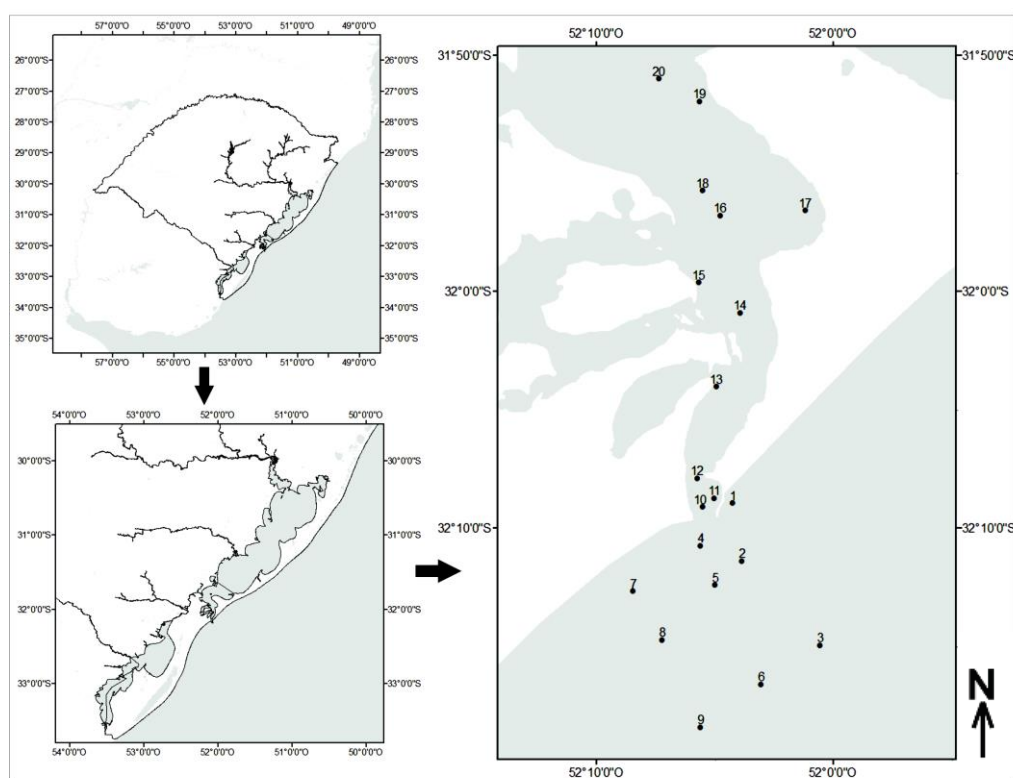


Figura 1. Estuário da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. Os pontos de 1 a 9 representam os pontos de coleta de amostras fora da barra do estuário, e os pontos de 10 a 20 representam os pontos de amostragem no interior do estuário.

Todos os siris coletados foram mantidos em caixas térmicas com gelo devidamente etiquetados

a bordo da embarcação e levados ao laboratório para biometria e análise das características sexuais

e reprodutivas. A biometria consistiu nas medidas da largura de carapaça na altura dos espinhos laterais (LC) e a determinação do peso úmido (P) com balança de precisão de 0,05 g. Foram identificados os sexos e o estágio do ciclo de mudas dos indivíduos (segundo SMITH e CHANG, 2007). O procedimento permitiu separar fêmeas que estão próximas da ecdise daquelas em intermuda, evitando assim, analisar fêmeas maduras que pudessem estar em pré-muda, visto que neste período ocorre incremento de peso, o que poderia influenciar nas análises de relação gonadossomática (HAVENS e MCCONAUGHA, 1999).

As fêmeas que apresentaram o abdome em forma de "U" característico (indicativo de terem passado pela muda de puberdade) foram consideradas como adultas (WENNER, 1989).

Estas foram dissecadas e tiveram as gônadas fotografadas e analisadas, para a verificação do estágio de maturação gonadal baseado na cor, seguindo os padrões descritos para outros braquiúros por vários autores (JOHNSON, 1980; CHOY, 1988; ABELLÓ, 1989) e conforme COSTA e NEGREIROS-FRANSOZO (1998), MANTELATTO e FRANSOZO (1999), OLIVEIRA (2005), BARRETO *et al.* (2006) para o gênero *Callinectes*, baseado macroscopicamente em 6 (seis) estádios (Tabela 1). As fotografias foram analisadas e o número de fêmeas em cada estágio de maturação foi verificado sazonalmente. Machos também foram separados em maduros e imaturos segundo critério de aderência do abdome ao cefalotórax, segundo MANTELATTO e FRANSOZO (1999).

Tabela 1. Estádios de maturação de fêmeas do siri-azul *Callinectes sapidus*.

Maturação	Estádio de Desenvolvimento	Características
Imatura	Imaturo (IM)	Ovários indiferenciados e translúcidos
	Rudimentar (RU)	Ovários ainda não desenvolvidos, com aspecto de um filamento delgado esbranquiçado a róseo
	Em Desenvolvimento (ED)	Início da maturação, ovários pequenos, de coloração rosa-claro a laranja-claro
	Intermediário (I)	Ovários com coloração alaranjada, ocupando aproximadamente a metade da cavidade cefalotorácica
	Avançado (AV)	Ovários com coloração laranja brilhante a vermelha, mais granulado que o estágio anterior e preenchendo a maior parte da cavidade torácica
Matura	Repouso (RE)	Ovário se encontra com aparência entre imaturo e rudimentar

As gônadas das fêmeas em estágio posterior ao de imatura foram retiradas, pesadas e fotografadas, e também foi avaliado o estado das espermatecas (classificadas em cheias ou vazias), visto que pode ser indicador importante do estado reprodutivo das fêmeas (WOLCOTT *et al.*, 2005; JIVOFF *et al.*, 2007). Gônadas de fêmeas imaturas não foram utilizadas nas análises (JIVOFF *et al.*, 2007). Para as análises, foi adotada nomenclatura de VAZZOLER (1996), que denominou os indicadores de estádios de maturação de Relações e não de índices, uma vez que o termo índice pressupõe que a relação entre as duas variáveis possa ser representada por uma curva que passe pela origem, o que não ocorre com indicadores

como o peso da gônada. Até que comece o desenvolvimento desta, seu peso é mínimo, mas diferente de zero, iniciando sua variação a partir do ciclo reprodutivo.

O período reprodutivo foi determinado pela proporção sazonal de fêmeas nos estádios de maturação descritos na Tabela 1 e segundo PINHEIRO e FRANSOZO (2002) e RODRIGUES *et al.* (2011). Para a análise da proporção sexual, os dados foram agrupados sazonalmente, por estação do ano (Primavera: outubro, novembro e dezembro; Verão: janeiro, fevereiro e março; Outono: abril, maio e junho; Inverno: julho, agosto e setembro). Foi calculada a CPUE média das coletas realizadas, que constou do total de

indivíduos capturados por estação do ano, dividido pelo número de arrastos realizados naquela estação. As diferenças entre a razão sexual foram analisadas pelo teste de chi-quadrado ($P < 0,05$).

O tamanho de primeira maturação foi obtido pela frequência relativa em porcentagem (%) do número de indivíduos adultos, separados por classe de tamanho segundo VAZZOLER (1996). Do ponto correspondente a 50% (ordenada), traça-se uma paralela à abscissa até que intercepte a curva. Deste ponto então, traça-se uma paralela à ordenada. O ponto de encontro desta linha com a abscissa corresponde ao valor estimado de LC_{50} . O mesmo procedimento é realizado para a obtenção da estimativa de LC_{100} , partindo-se do ponto correspondente à frequência de 100% dos adultos. O tamanho médio de início de primeira maturação (LC_{50}) corresponde àquele com o qual 50% dos indivíduos iniciam seu ciclo reprodutivo, ou seja, estão passando da fase jovem para a adulta. O tamanho no qual todos os indivíduos estão aptos a participarem ativamente do processo reprodutivo é o LC_{100} .

A idade de 1ª maturação foi estimada a partir da equação de crescimento de Von Bertalanffy obtida para *C. sapidus* no estuário da Lagoa dos Patos por RODRIGUES e D'INCAO (2008), aplicada para os tamanhos de LC_{50} e LC_{100} .

Foi calculada a relação gonadossomática das fêmeas de siri-azul pela fórmula $Pg/Ptx100$, onde Pg é o peso da gônada da fêmea, Pt é o peso total do indivíduo. A relação foi organizada e plotada sazonalmente para verificação da variação da mesma (VAZZOLER, 1996).

A relação gonadal, também chamada de fator de condição, é um indicador do grau de higidez

de um indivíduo, que reflete condições nutricionais recentes e/ou gasto de reservas em atividades cíclicas, possibilitando relações com condições ambientais e aspectos comportamentais das espécies (VAZZOLER, 1996). O fator de condição foi calculado por ΔK , que é a diferença entre o fator de condição total do indivíduo e o fator de condição somático, segundo a equação: $P/LC^b - PC/LC^b$, onde P é o peso total, LC é a largura de carapaça total, PC é o peso do corpo, obtido pela diferença entre o peso total e o peso da gônada e “ b ” é o coeficiente angular da regressão entre a largura da carapaça e o peso total.

Foi obtida a salinidade média para o estuário da Lagoa dos Patos, por meio de coletas mensais em três pontos dentro do estuário (Pontos 11, 13 e 15, Figura 1), dados de precipitação mensal de seis estações de medição automática distribuídas ao longo da bacia hidrográfica que deságua na Lagoa dos Patos (PEREIRA e D'INCAO, 2012), juntamente com dados mensais de vazão dos três principais rios do sistema Patos-Mirim (Jacuí, Taquarí e Camaquã) para o período de estudo (2008-2010) (MORAES *et al.*, 2012). A soma das descargas mensais destes três rios corresponde a 70% da vazão de toda a bacia de drenagem e, portanto, foi utilizada como um indicador do aporte de água doce no estuário da Lagoa dos Patos e da vazão deste estuário (VAZ *et al.*, 2006).

RESULTADOS

Foram coletados 1.782 indivíduos, com larguras de carapaça variando entre 3,34 e 152,63 mm para machos e 9,11 e 157,5 mm para fêmeas (Tabela 2). A largura média de carapaça entre machos e fêmeas maturos não apresentou diferenças significativas.

Tabela 2. Número de indivíduos amostrados e largura da carapaça (mm) de machos e fêmeas imaturos e maturos de *Callinectes sapidus* (RATHBUN, 1896) coletadas no estuário da Lagoa dos Patos, RS, entre o outono de 2008 ao outono de 2010. (LC mín., largura mínima da carapaça; LC máx., largura máxima da carapaça; \bar{x} , média; s , desvio padrão; N , número de indivíduos).

	Estado	N	$\bar{x} \pm s$	LC Mín.	LC Máx.
Fêmeas	Imaturas	574	63,64 ± 25,81	3,34	130,29
	Maturas	374	115,23 ± 13,82	80,5	152,63
Machos	Imaturos	585	60,19 ± 21,18	9,11	136,9
	Maturos	249	112,23 ± 17,93	68,58	157,5

Embora fosse observada uma grande proporção de fêmeas nos estádios em desenvolvimento e intermediário durante o inverno, também foram coletadas fêmeas com gônadas imaturas. No verão de 2009, a maioria das fêmeas analisadas apresentou gônada em repouso, fato que não se repetiu no verão de 2010, onde foram encontradas poucas fêmeas nesta

condição. Na primavera de 2009 cerca de 10% de fêmeas foram capturadas neste estágio. Pela análise da proporção de fêmeas nos diversos estádios de desenvolvimento gonadal pode-se considerar o início do período reprodutivo como outono (a cópula ocorre no final do outono e início do inverno) e a desova a partir do final da primavera (Figura 2).

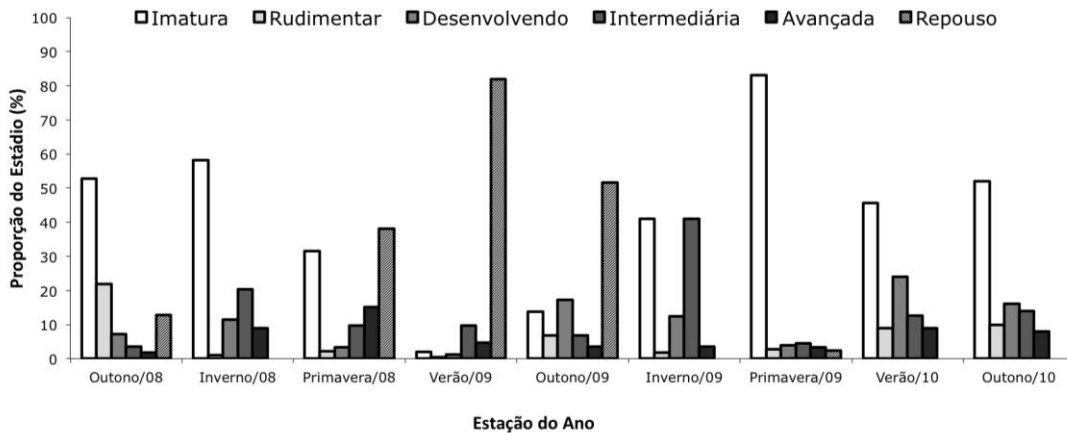


Figura 2. Proporção dos estádios de maturação gonadal estimados para fêmeas de *Callinectes sapidus* coletadas entre outono de 2008 e outono de 2010 no estuário da Lagoa dos Patos.

Pela relação entre machos e fêmeas plotada para toda a área de estudo (Figura 3), pode-se estabelecer que existem mais fêmeas do que machos no estuário da Lagoa dos Patos durante a maior parte do ano, à exceção do inverno de 2008 e do outono e inverno de 2009, mostrando-se como 1:1 (Tabela 3). Quando plotados somente a CPUE de machos e fêmeas coletados dentro do estuário (Figura 4), verificou-se uma tendência à diminuição do número de fêmeas na

temporada reprodutiva de 2009 em relação à de 2008. Já quando plotados somente os indivíduos coletados na área oceânica adjacente ao estuário da Lagoa dos Patos (Figura 5), verificou-se que a quantidade de fêmeas foi muito maior, chegando a ser a totalidade das capturas na temporada reprodutiva de 2008. Na temporada reprodutiva de 2009, apesar de as fêmeas dominarem, foram encontrados machos em número considerável.

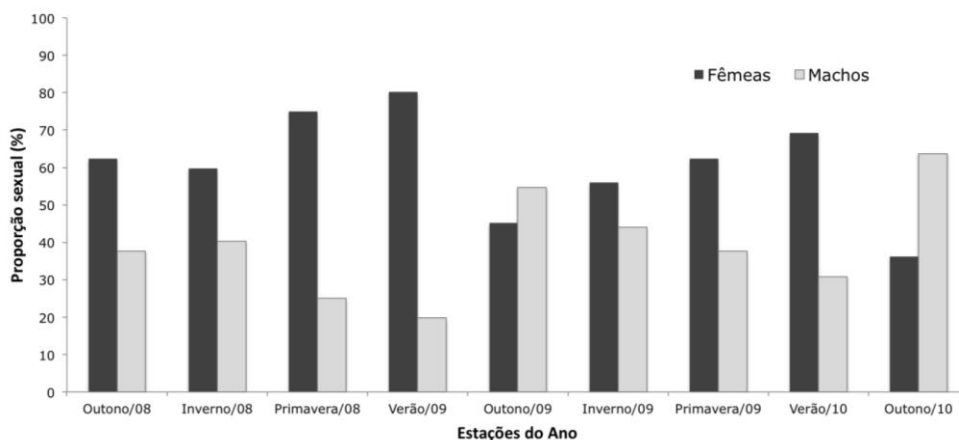


Figura 3. Proporção sexual total de machos e fêmeas de *Callinectes sapidus* coletados no estuário da Lagoa dos Patos e área oceânica adjacente e agrupados sazonalmente.

Tabela 3. Valores de CPUE (número de indivíduos por arrasto de 5 minutos) total calculada para machos e fêmeas de *Callinectes sapidus* organizada sazonalmente. São apresentados também a frequência relativa de ocorrência (%) e os valores do teste do chi-quadrado calculado com g.l. = 1. Valor crítico para estabelecer diferenças > 3,84. Os valores em negrito na última coluna indicam diferenças significativas na proporção sexual em cada estação.

Estação do Ano	Machos	Fêmeas	% machos	% fêmeas	χ^2 machos	χ^2 fêmeas	χ^2 total
Outono/08	1,70	2,82	37,66	62,33	3,29	2,80	6,09
Inverno/08	4,3	6,36	40,31	59,68	2,07	1,68	3,76
Primavera/08	3	9	25	75	13	12	25,01
Verão/09	0,53	2,15	19,76	80,23	18,88	17,68	36,57
Outono/09	0,76	0,63	54,76	45,23	0,36	0,55	0,91
Inverno/09	6,28	8	44	56	0,84	0,60	1,45
Primavera/09	11,45	18,95	37,66	62,33	3,29	2,80	6,09
Verão/10	3,26	7,33	30,81	69,18	7,74	6,98	14,72
Outono/10	5,86	3,33	63,76	36,23	3,52	4,07	7,59
Total	37,17	58,59	38,81	61,18	2,73	2,28	5,01

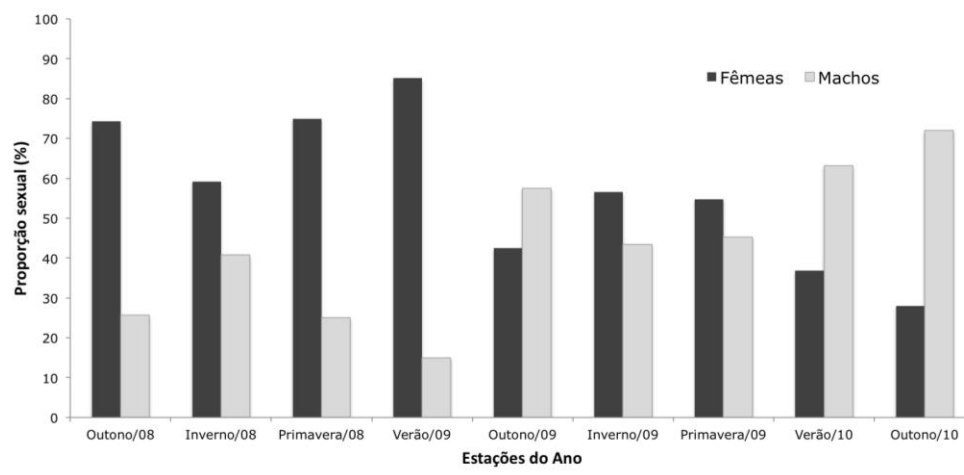


Figura 4. Proporção sexual total de machos e fêmeas de *Callinectes sapidus* coletados no estuário da Lagoa dos Patos e agrupados sazonalmente.

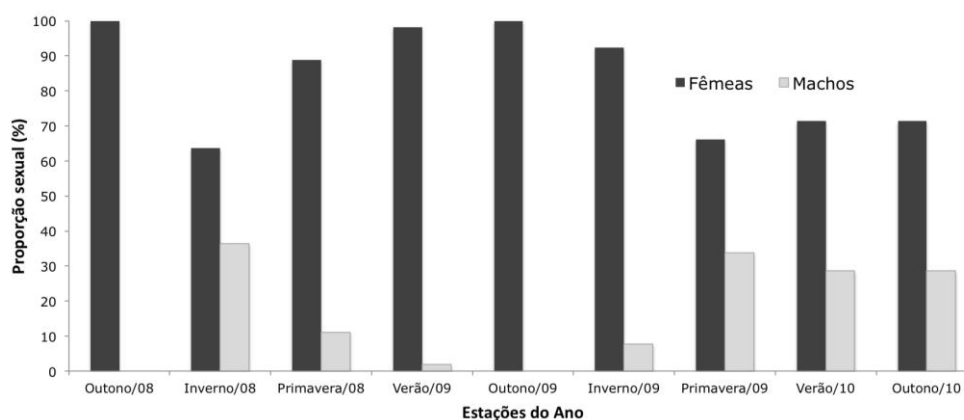


Figura 5. Proporção sexual total de machos e fêmeas de *Callinectes sapidus* coletados na área oceânica adjacente à Lagoa dos Patos e agrupados sazonalmente.

O tamanho de primeira maturação (LC_{50}) do siririz foi estimado em 108 mm e 115 mm de largura de carapaça para machos e para fêmeas, respectivamente

(Figura 6). A partir de 150 mm (LC_{100}), todos os machos coletados foram adultos, e a partir de 155 mm (LC_{100}), todas as fêmeas coletadas foram adultas.

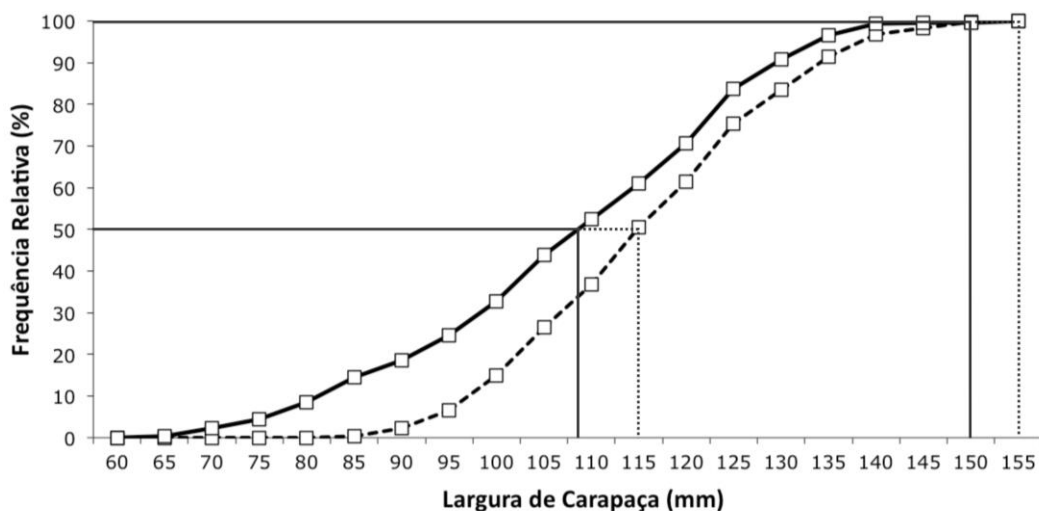


Figura 6. Tamanho de primeira maturação para *Callinectes sapidus* do estuário da Lagoa dos Patos, RS. Machos estão representados pela linha contínua. LC_{50} = 108,0 mm; LC_{100} = 150,0 mm; n = 269. Fêmeas estão representadas pela linha tracejada. LC_{50} = 115,0 mm LC_{100} = 155,0 mm; n = 610.

A idade de primeira maturação calculada para machos indica que estes maturam com cerca de oito meses de vida, enquanto as fêmeas maturam com aproximadamente 10 meses (Tabela 4). Todos

os machos com 20 meses de vida (cerca de 1,73 anos) se apresentaram maduros, enquanto que nas fêmeas, este estágio de maturação foi atingido mais tarde, com 33 meses de vida (2,75 anos).

Tabela 4. Idade de primeira maturação calculada para machos e fêmeas de *Callinectes sapidus* coletados no estuário da Lagoa dos Patos entre 2008 e 2010.

	Tamanho	Idade (dias)	Idade (meses)	Idade (anos)
LC_{50} machos	108	268	8,83	0,73
LC_{100} machos	150	633	20,83	1,73
LC_{50} fêmeas	115	322	10,60	0,88
LC_{100} fêmeas	155	1005	33,07	2,75

Verificou-se um aumento da relação gonadossomática durante os meses de inverno (compreendendo os meses de julho, agosto e setembro), chegando próximo a 6, e uma diminuição durante os meses de verão e outono (de janeiro a junho), ficando próximo de 3. A partir da regressão entre a largura de carapaça e o peso das fêmeas de *C. sapidus*, foi obtido o

coeficiente angular (b) = 2,94, que indica que as fêmeas apresentam crescimento alométrico negativo, crescendo mais em tamanho do que em peso. O fator de condição calculado permite inferir que, durante o inverno e a primavera, as fêmeas direcionam sua energia para o desenvolvimento das gônadas, para a futura desova (Figura 7).

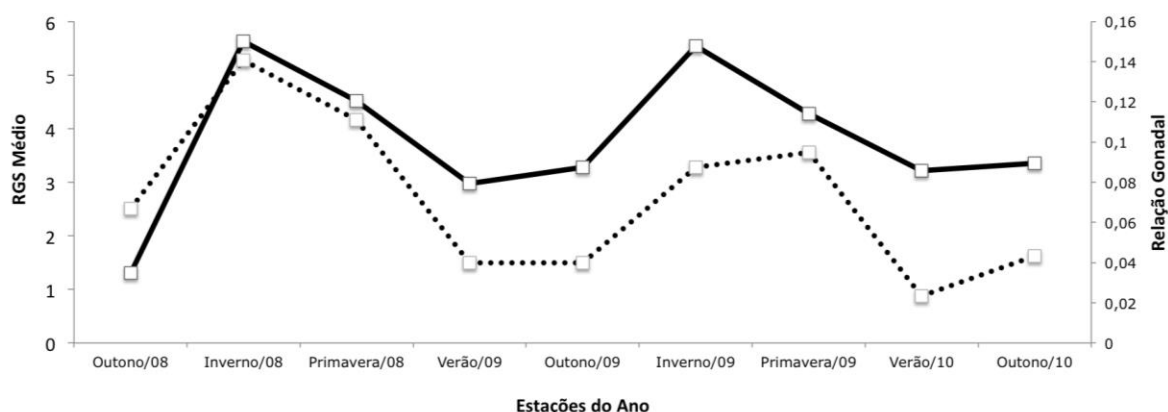


Figura 7. Relação gonadosomática (linha contínua; eixo Y esquerdo) e relação gonadal (linha tracejada; eixo Y direito) calculados sazonalmente para fêmeas de *Callinectes sapidus* coletadas entre 2008 e 2010 no estuário da Lagoa dos Patos.

Pela análise dos dados ambientais notou-se que um aumento na precipitação foi seguido por um aumento na descarga e conseqüente queda nos dados de salinidade. No verão de 2010 houve

um decréscimo muito acentuado na salinidade, que pode ser atribuído ao excesso de chuva ocorrido durante o inverno e a primavera de 2009 (Figura 8).

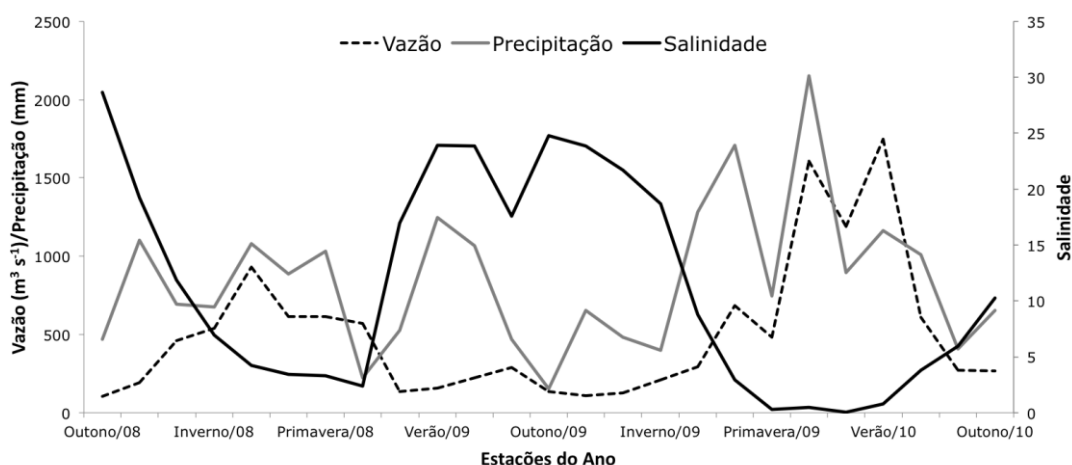


Figura 8. Dados médios de descarga ($m^3 \times s^{-1}$), precipitação (mm) e salinidade para o estuário da Lagoa dos Patos, relacionados com as estações do ano. A linha preta representa a variação da salinidade, a linha cinza representa a precipitação, e a linha preta pontilhada representa a descarga mensal. Descarga e precipitação se referem ao eixo Y esquerdo, e a salinidade está relacionada com o eixo Y direito.

DISCUSSÃO

O período reprodutivo encontrado a partir do desenvolvimento das gônadas é condizente com o encontrado por RODRIGUES *et al.* (2011) para os anos de 2008 e 2009 no mesmo local, onde fêmeas ovígeras foram obtidas a partir do final da primavera e início do verão, até o início do outono. A diminuição do número de fêmeas com

gônadas em repouso pode ser sinal de que o processo reprodutivo foi atrasado, talvez em função do decréscimo de salinidade, ocasionado pelo excesso de chuvas no período analisado (PEREIRA e D'INCAO, 2012).

Existem variações na relação entre machos e fêmeas de *C. sapidus* coletados no estuário da Lagoa dos Patos, se mantendo próxima de 1:1

durante os meses que compreendem processos reprodutivos (inverno de 2008 e outono e inverno de 2009), o que pode significar um padrão de migração após a cópula. Durante o verão, foram capturadas mais fêmeas, indicando migrações de machos para fora da área de estudo, provavelmente, mais para o interior do estuário. Fêmeas sempre foram mais abundantes do que machos, e esta relação somente não foi estatisticamente diferente no inverno de 2008 e no inverno e no outono de 2009, período em que, ambos os sexos investem no acúmulo de energia para o processo reprodutivo (JIVOFF *et al.* 2007).

OLIVEIRA (2005), estudando o comportamento reprodutivo de *C. sapidus* no estuário da Lagoa dos Patos em 2003, encontrou um valor de razão sexual se mantendo próximo de 1:1, o que mostra que existe uma relação estável na razão sexual no estuário para que a competição de machos por fêmeas seja diminuída. Porém, o autor encontrou diferenças estatisticamente significativas na razão sexual nas maiores classes de tamanho, e atribuiu o fato às migrações das fêmeas para realizar a desova nas áreas externas da Lagoa dos Patos, o que foi corroborado por este estudo.

A proporção sexual varia ao longo do ciclo de vida em função de eventos sucessivos, como a mortalidade e o crescimento, onde a população apresenta razão sexual na proporção de 1:1, mas observando ao nível das diferentes classes de comprimento, pode ocorrer predomínio de fêmeas nas maiores classes de comprimento, em função destas apresentarem taxa de crescimento maior que os machos e, como consequência, atingirem comprimentos superiores para uma mesma idade (RODRIGUES e D'INCAO, 2008; VAZZOLER, 1996).

A proporção entre fêmeas e machos é uma informação importante para a caracterização da estrutura de uma espécie ou população, além de constituir subsídio para o estudo de outros aspectos, como avaliação do potencial reprodutivo, e em estimativas do tamanho do estoque (VAZZOLER, 1996).

OLIVEIRA (2005) encontrou tamanhos de primeira maturação de 95 mm para machos e 114 mm para fêmeas de *C. sapidus* no estuário da Lagoa dos Patos entre 2002 e 2003. TAVARES

(1987) estimou valores de LC₅₀, para a população do estuário de Tramandaí, de 104,6 mm para machos e 99,4 mm para as fêmeas no ano de 1986. PEREIRA *et al.* (2009) verificou valores de LC₅₀ de 89,0 mm e 102,0 mm para machos e fêmeas respectivamente, coletados no estuário da Baía da Babitonga (SC). SEVERINO-RODRIGUES *et al.* (2013) encontraram valores de 103,3 mm de largura de carapaça para fêmeas de *C. sapidus* do estuário de Cananéia (SP), não apresentando os valores para machos.

No presente trabalho foram determinados valores de 115 mm de LC₅₀ para as fêmeas, próximos aos encontrados por OLIVEIRA (2005), talvez pelo fato de os dois trabalhos terem sido desenvolvidos no mesmo estuário. As diferenças obtidas no tamanho de primeira maturação com relação ao trabalho de TAVARES (1987) podem estar relacionadas ao dimensionamento dos estuários analisados, onde o de Tramandaí tem dimensões reduzidas, quando comparado ao da Lagoa dos Patos.

Já em relação aos outros trabalhos, as diferenças podem ser reflexo latitudinal, visto que em ambientes tropicais a reprodução ocorre durante todo o ano, ao passo que em regiões temperadas, como o estuário da Lagoa dos Patos, a reprodução fica concentrada em temporadas definidas pela temperatura mais alta, como primavera e verão (RASHEED e MUSTAQUIM, 2010; RODRIGUES *et al.*, 2011). Por este motivo, e levando em consideração a amplitude de distribuição de *C. sapidus*, é temeroso fazer generalizações para padrões reprodutivos, quando podem existir diferenças importantes, mesmo para localidades próximas. PEREIRA *et al.* (2009) intitulam seu artigo "Population biology of *Callinectes danae* and *Callinectes sapidus* (Crustacea: Brachyura: Portunidae) in the south-western Atlantic", mas somente analisam indivíduos coletados no estuário da Babitonga no estado de Santa Catarina, que possui uma área de aproximadamente 24 km², e não pode ser representativa de toda a área de distribuição da espécie no Atlântico sudoeste.

A portaria nº N-24 da SUDEPE, de 26 de julho de 1983 (SUDEPE, 1983) estabelece que o tamanho mínimo de captura do siri-azul em águas territoriais brasileiras seja acima de 120 mm de

largura de carapaça, maior, portanto do que o tamanho de primeira maturação encontrado em todos os trabalhos citados, inclusive no presente trabalho. Quando a primeira maturação é atingida em idade precoce, esse é um mecanismo eficiente para aumentar a representatividade genética da população na geração seguinte (VAZZOLER, 1996). Porém, isto representa um custo adicional, uma vez que a maturação com tamanhos reduzidos se reflete em uma menor fecundidade e, provavelmente, numa exposição a uma maior gama de predadores (KENDALL e WOLCOTT, 1999).

A variação no tamanho de primeira maturação reflete o estado da população e, como esta, responde às condições ambientais (VAZZOLER, 1996). Quando ocorre uma diminuição no número de indivíduos reprodutivamente ativos em um estuário, a tendência natural é a de que ocorra uma antecipação da maturação, visando a reposição deste estoque (VAZZOLER, 1996). Pode ocorrer o desenvolvimento prematuro do aparelho reprodutor, e conseqüentemente, a chegada à idade reprodutiva com um tamanho menor, como no caso dos machos encontrados por OLIVEIRA (2005). Por outro lado, em uma população estável, este tamanho pode aumentar, levando a um aumento médio no tamanho dos indivíduos. O fato de encontrar um tamanho de primeira maturação menor para machos do que fêmeas é condizente com a biologia da espécie, visto que machos continuam a realizar ecdises após a puberdade, e iniciam o processo reprodutivo mais cedo. Também é um indicativo de que o estoque se apresenta estável, visto que o maior valor encontrado para fêmeas indicam que estas se reproduzem ao atingirem um tamanho médio relativamente grande, em relação ao estoque juvenil, provavelmente aumentando o sucesso reprodutivo, uma vez que existe relação entre o tamanho da gônada e a fecundidade do indivíduo (JIVOFF *et al.*, 2007). Consideramos que a portaria N-24 da SUDEPE, ainda que tenha sido promulgada em 1983, continue a cumprir o papel de proteção ao estoque do siri-azul ao longo da costa brasileira, permitindo que os indivíduos possam realizar a maturação de suas gônadas e contribuir com o estoque antes de atingir tamanhos legais de captura.

O aumento da RGS média durante os meses de inverno indica claramente o período em que as fêmeas estão desenvolvendo as gônadas e se preparando para a futura desova, que ocorre a partir do final da primavera e durante todo o verão, onde a relação geral tende a diminuir, indicando o retorno das gônadas à condição de repouso (RODRIGUES *et al.*, 2011).

Foram encontradas algumas fêmeas com o abdome descolado do cefalotórax, relacionado com maturidade sexual, com a gônada em repouso, o que pode indicar desova, e ainda com pacotes de espermatóforos na espermateca, indicando desova parcelada. JIVOFF *et al.* (2007) relata esta possibilidade, mas não de uma nova cópula, visto que nos casos em que a ecdise foi registrada após a puberdade, esta não foi bem sucedida (OLMI, 1984).

O período delimitado pelo fator de condição se apresentou no mesmo momento em que foram verificados os maiores valores da relação gonadossomática, em que a gônada representa grande parte do peso da fêmea. Assim sendo, este período pelos valores mais elevados de ΔK corresponde ao que grande parte da energia acumulada pela fêmea é direcionada para o desenvolvimento das gônadas (principalmente ovários) e/ou para migrações ou outros comportamentos reprodutivos. A relação encontrada foi maior no período de inverno, momento em que as fêmeas estão preparando o corpo para produção de vitelo e amadurecimento de gônadas, e menor no verão, período após a desova, onde as fêmeas estão, em sua maioria, no estágio de repouso.

Ocorreu uma diminuição no fator de condição geral das fêmeas entre os invernos de 2008 e 2009, sendo que o valor caiu de 0,14 para 0,09. Altas precipitações que ocorreram na bacia de drenagem da Lagoa dos Patos durante o ano de 2009 (INMET, on line) podem ter afetado a distribuição das fêmeas ovígeras, causando atraso no processo de maturação gonadal, e a investirem a energia em migração para a parte mais externa do estuário, a fim de realizar a desova em áreas com salinidades mais elevadas.

RODRIGUES *et al.* (2011), amostrando fêmeas ovígeras no estuário da Lagoa dos Patos no

mesmo período deste estudo, encontraram picos de abundância nos meses mais quentes, estatisticamente relacionados com altas temperaturas, e não nos meses de inverno. Este dado se opõe ao padrão descrito por SEVERINO-RODRIGUES *et al.* (2012), onde afirmam que a espécie se reproduz durante todo o ano na costa brasileira. O estudo de SEVERINO-RODRIGUES representa apenas indivíduos coletados no estuário de Cananéia (SP) em latitudes tropicais. O padrão latitudinal, então, parece mudar, concordando com o que estabelece RASHEED e MUSTAQUIM (2010). A espécie *C. sapidus* apresenta, então, dois padrões reprodutivos distintos, onde existe a tendência da delimitação de uma temporada reprodutiva bem marcada em maiores latitudes.

O período compreendendo o outono de 2008 ao verão de 2009 parece ter sido o período onde ocorreu a maturação de gônadas/desova, seguindo o padrão esperado para a espécie. No período do outono de 2009 ao verão de 2010, no entanto, ocorreu uma diminuição significativa no aparecimento de fêmeas com gônadas em repouso, podendo ser indício de desova tardia, mas não foram feitas amostras no período posterior ao de estudo para a verificação. RODRIGUES *et al.* (2011) atribuem a diminuição do número de fêmeas desovando ao excesso de chuvas que ocorreu durante o ano de 2009, que causou um decréscimo geral na salinidade do estuário. Grande parte das fêmeas encontradas no outono de 2009, entretanto, apresentou gônadas em estágio intermediário e avançado, indicando que houve evento de reprodução, fato este apoiado pelo fator de condição calculado para as fêmeas no período. Uma das explicações pode ser a ocorrência de migração das fêmeas para áreas mais externas ao estuário, a fim de realizar a desova. Estas fêmeas provavelmente não conseguiram voltar para o estuário após este evento. O recrutamento de 2009/2010 pode, então, ter sido menor do que o de 2008/2009.

CONCLUSÕES

Callinectes sapidus apresenta reprodução anual, com machos atingindo tamanhos de primeira maturação menores do que as fêmeas neste local. O período de maturação gonadal se inicia no outono e culmina no inverno, com a

desova ocorrendo nos meses de primavera e verão. Machos e fêmeas maturam antes de atingir o primeiro ano de vida. O tamanho de primeira maturação se encontra dentro do limite de captura estabelecido por lei, e esforços devem ser feitos no sentido de manter a proibição da pesca na região de desova, adjacente à entrada do estuário da Lagoa dos Patos.

Existe uma maior proporção de fêmeas em relação aos machos de *C. sapidus* no estuário da Lagoa dos Patos. Esta relação fica mais evidente na região oceânica adjacente ao estuário. A caracterização do período de maturação gonadal reflete um comportamento esperado para regiões temperadas, onde existe uma estação de desova bem marcada.

O alto volume de chuvas registrado durante o período de 2009/2010 pode ter sido responsável por acentuar processos de migração das fêmeas para áreas oceânicas adjacentes.

REFERÊNCIAS

- ABELLÓ, P. 1989 Reproduction and moulting in *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Brachyura: Portunidae) in the northwestern Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 53(1): 127-134.
- AGUILAR, R.; HINES, A.H.; WOLCOTT, T.G.; WOLCOTT, D.L.; KRAMER M.A.; LIPCIUS, R.N. 2005 The timing and route of movement and migration of post-copulatory female blue crabs, *Callinectes sapidus* (RATHBUN, 1896), from the upper Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 319: 117-128.
- BARRETO, A.V.; BATISTA-LEITA, L.M.A.; AGUIAR, M.C.A. 2006 Maturidade sexual das fêmeas de *Callinectes danae* (Crustacea, Decapoda, Portunidae) nos estuários dos rios Botafogo e Carrapicho, Itamaracá, PE, Brasil. *Iheringia, Serie Zoologia*, 96(2): 141-146.
- BRANCO, J.O. e AVILAR, M.G. 1992 Fecundidade em *Callinectes danae* Smith (Decapoda, Portunidae) da Lagoa da Conceição, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 9(3/4): 167-173.
- BRANCO, J.O. e FRACASSO, A. 2004 Biologia populacional de *Callinectes ornatus* (Ordway) na

- Armação do Itapocoroy, Penha, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(1): 91-96.
- BUCHANAN, BA e STONER, A.W. 1988 Distributional Patterns of Blue Crabs (*Callinectes sp.*) in a Tropical Estuarine Lagoon. *Estuaries*, 11(4): 231-239.
- CAPITOLI, R.R.; BEMVENUTI, C.E.; GIANUCA, N.M. 1978 Estudos de ecologia bentônica na região estuarial da Lagoa dos Patos. I - As comunidades bentônicas. *Atlântica*, 3: 5-22.
- CHOY, S.C. 1988 Reproductive biology of *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Gower Peninsula, South Wales. *Marine Ecology*, 9(3): 227-241.
- COSTA, T.M. e NEGREIROS-FRANZOZO, M.L. 1998 The reproductive cycle of *Callinectes danae* Smith, 1869 (Decapoda, Portunidae) in the Ubatuba region, Brazil. *Crustaceana*, 71(6): 615-627.
- DUMONT, L.F.C. e D'INCAO, F. 2004 Growth and reproductive pattern of the caridean shrimp *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (Decapoda-Palaemonidae) in the south of Rio Grande do Sul, Brazil. *Nauplius*, 12(2): 151-163.
- EPIFANIO, C.E.; DITTEL, A.I.; RODRIGUEZ, R.A.; TARGETT, T.E. 2003 The role of macroalgal beds as nursery habitat for juvenile blue crabs, *Callinectes sapidus*. *Journal of Shellfish Research*, 22(3): 881-886.
- GARCIA, C.A.E. 1998 Características hidrográficas. In: SEELIGER, U.; ODEBRECHT, C.; CASTELLO, J.P. *Os Ecossistemas Costeiro e Marinho do Extremo Sul do Brasil*. Editora Ecoscientia, Rio Grande, RS. p.18-21.
- HAVENS, K.J. e MCCONAUGHA, J.R. 1999 Molting in the mature female blue crab *Callinectes sapidus* (RATHBUN, 1896). *Bulletin of Marine Science*, 46(1): 37-47.
- HINES A.H. 1988 Fecundity and reproductive output in two species of deep-sea crabs, *Geryon fenneri* and *Geryon quinquedens* (Decapoda: Brachyura). *Journal of Crustacean Biology*, 8(4): 557-562.
- INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. [on line] URL: <<http://www.inmet.gov.br/portal/>>
- JIVOFF, P.; HINES, A.H.; QUACKENBUSH, L.S. 2007 Reproduction Biology and Embryonic Development. In: KENNEDY, V.S. e CRONIN, L.E. *The Blue Crab Callinectes sapidus*. Maryland: Sea Grant. p.255-286.
- JOHNSON, P.T. 1980 Histology of the blue crab *Callinectes sapidus*. New York, Praeger Publishers. 440p.
- KENDALL, M.S. e WOLCOTT, T.G. 1999 The influence of male mating history on male-male competition and female choice in mating associations in the blue crab, *Callinectes sapidus* (RATHBUN, 1896). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 239: 23-32.
- KENNEDY, V.S. e CRONIN, L.E. 2007 *The blue crab Callinectes sapidus*. Maryland Sea Grant, 774p.
- KJERFVE, B. 1986 Comparative oceanography of coastal lagoons. In: WOLFE, D.A. *Estuarine variability*. Academic Press, New York. p.63-81.
- MANTELATTO, F. e FRANZOZO, A. 1997 Fecundity of the crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from the Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 70(2): 214-226.
- MANTELATTO, F.L.M. e FRANZOZO, A. 1999 Reproductive biology and molting cycle of the crab *Callinectes ornatus* (Decapoda, Portunidae) from the Ubatuba Region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 72(1): 64-75.
- MELO, G.A.S. 1996 *Manual de identificação dos Brachyura (Caranguejos e Siris) do litoral brasileiro*. São Paulo, Plêiade/Fapesp. 604p.
- MORAES, L.E.; PAES, E.; GARCIA, A.; MÖLLER Jr. O.; VIEIRA, J. 2012 Delayed response of fish abundance to environmental changes: a novel multivariate time-lag approach. *Marine Ecology Progress Series*, 456: 159-168.
- OH, C.-W. e HARTNOLL, R.G. 1999 Brood loss during incubation in *Philocheas trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man. *Journal of Crustacean Biology*, 19: 467-476.
- OLMI, E.J. 1984 An adult female blue crab, *Callinectes sapidus* (RATHBUN, 1896) (Decapoda, Portunidae), in Proecdysis. *Crustaceana*, 46(1): 107-109.
- OLIVEIRA, A.R. de. 2005 *Bioecologia do Siri-Azul Callinectes sapidus* (RATHBUN 1896), na Região Estuarina da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. Rio Grande. 180p. (Tese de Doutorado. Universidade do Rio Grande, Instituto de Oceanografia).

- PEREIRA, N. e D'INCAO, F. 2012 Relationship between rainfall, pink shrimp harvest (*Farfantepenaeus paulensis*) and adult stock, associated with El Niño and La Niña phenomena in Patos Lagoon, southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(07): 1451-1456.
- PEREIRA, M.J.P.; BRANCO, J.O.; CHRISTOFFERSEN, M.L.; FREITAS JR., F.; FRACASSO, H.A.A.; PINHEIRO, T.C. 2009 Population Biology of *Callinectes danae* and *Callinectes sapidus* (Crustacea: Brachyura: Portunidae) in the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 89: 1341-1351.
- PINHEIRO, M.A.A. e FRANSOZO, A. 2002 Reproduction of the speckled swimming crab *Arenaeus cribrarius* (Brachyura: Portunidae) on the Brazilian Coast near 23°30'S. *Journal of Crustacean Biology*, 22(2): 416-428.
- RASHEED, S. e MUSTAQUIM, J. 2010 Size at sexual maturity, breeding season and fecundity of three-spot swimming crab *Portunus sanguinolentus* (Herbst, 1783) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) occurring in the coastal waters of Karachi, Pakistan. *Fisheries Research*, 103(1): 56-62.
- RODRIGUES, M.A. e D'INCAO, F. 2008 Comparação do crescimento entre *Callinectes sapidus* (Crustacea, Decapoda, Portunidae) coletados em campo e mantidos em condições controladas. *Iheringia, Série Zoologia*, 98(3): 372-378.
- RODRIGUES, M.A.; HEBERLE, M.F.; D'INCAO, F. 2011 Fecundity variation and abundance of female blue crabs *Callinectes sapidus* (RATHBUN, 1896) (Decapoda, Brachyura, Portunidae) in the Patos Lagoon Estuary, RS, Brazil. *Atlântica*, 33(2): 141-148.
- SANTOS, S. 1994 *Biologia reprodutiva de Portunus spinimanus* Latreille, 1819 (Crustacea, Brachyura, Portunidae) na região de Ubatuba (SP). São Paulo. 170p. (Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista). Disponível em: <ftp://ftp.sp.gov.br/ftpcesca/33_2_205-212.pdf>
- SEVERINO-RODRIGUES, E.; MUSIELLO-FERNANDES, J.; MOURA, A.A.S.; BRANCO, G.M.P.; CANÉO, V.O.C. 2012 Biologia reprodutiva de fêmeas de *Callinectes danae* (Decapoda, Portunidae) no complexo estuarino-lagunar de Iguape e Cananéia (SP) *Boletim do Instituto de Pesca*, 38(1): 31-41.
- SEVERINO-RODRIGUES, E.; MUSIELLO-FERNANDES, J.; MOURA, A.A.S.; BRANCO, G.M.P.; CANÉO, V.O.C. 2013 Fecundity, reproductive seasonality and maturation size of *Callinectes sapidus* females (Decapoda: Portunidae) in the Southeast coast of Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 61(2): 595-602.
- SMITH, S.G. e CHANG, E.S. 2007 Molting and Growth. In: KENNEDY, V.S. e CRONIN, L.E. *The blue crab Callinectes sapidus*. Maryland Sea Grant, p.197-245.
- SOMERTON, D.A. e MACINTOSH, R.A. 1983 Size at sexual maturity of blue king crab, *Paralithodes platypus*, in Alaska. *Fisheries Bulletin*, 81: 621-628.
- SUDEPE, 1983 PORTARIA n° N-24, 26 de julho de 1983. Dispõe sobre o tamanho mínimo de captura do siri-azul (*Callinectes danae* e *C. sapidus*) em águas territoriais brasileiras. *Diário Oficial da União*, Brasília, 01 de agosto de 1983.
- TAVARES, L.J. 1987 *Estudo populacional, crescimento e distribuição do siri-azul Callinectes sapidus* (RATHBUN, 1896) no estuário de Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil (Crustacea, Decapoda, Portunidae). Porto Alegre, 162p. (Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul).
- VAZ, A.C.; MÖLLER, O.O.; ALMEIDA, T.L. 2006 Uma nota sobre os afluentes da Lagoa dos Patos. *Atlântica*, 28: 13-23
- VAZZOLER, A.E.A.M. 1996 *Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM. 169p.
- WENNER, E.L. 1989 Incidence of insemination in female blue crabs, *Callinectes sapidus*. *Journal of Crustacean Biology*, 9(4): 587-594.
- WOLCOTT, D.L.; HOPKINS, C.W.B.; WOLCOTT, T.G. 2005 Early events in seminal fluid and sperm storage in the female blue crab *Callinectes sapidus* (RATHBUN, 1896): Effects of male mating history, male size, and season. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 319: 43-55.