



PAULA BEATRIZ DE ARAUJO

**DESENVOLVIMENTO PÓS-MARSUPIAL
E ECOLOGIA POPULACIONAL DE
ATLANTOSCIA FLORIDANA (VAN NAME, 1940)
(CRUSTACEA, ISOPODA, ONISCIDEA)
NA RESERVA BIOLÓGICA DO LAMI, PORTO ALEGRE, RS**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de concentração: Crustáceos

Orientadora: Profa.Dra. Georgina Bond-Buckup

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PORTO ALEGRE
2003

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Gerorgina Bond Buckup pela orientação e presença marcante em todas as etapas do trabalho. Obrigada pelo apoio, amizade, incentivo, dedicação e companheirismo.

A minha família, em especial ao Aldo e ao Pedro que “se viraram sozinhos” nos momentos em que eu estava ausente, envolvida com a tese. Aos meus pais que sempre me apoiaram.

Ao Biólogo Rodrigo Cambará Printes, Gerente da Reserva Biológica do Lami, e a SMAM (Secretaria Municipal do Meio Ambiente) por permitirem a realização deste trabalho na Reserva Biológica do Lami.

Ao Prof. Ludwig Buckup pelas críticas e sugestões e por estar sempre disposto a ajudar. Obrigada por toda a ajuda com as fotografias.

À Aline, Minnelise e Caroline que estiveram comigo, participando dos trabalhos de campo e laboratório, sempre muito entusiasmadas e vibrando com os resultados. Aos colegas do laboratório de crustáceos, Clarissa, Thaís, Ana Horn, Harry, Ana Morales, Bibiana, Maurício, Fábio e Raoni, pelas trocas de idéias e também pelo ambiente de harmonia, indispensável para a realização da pesquisa. Um agradecimento especial à colega Alessandra Bueno, pelo companheirismo, bom humor e disposição em ajudar e à colega Ana Horn pelas ilustrações do capítulo 3: 1, 20 e 35 e do capítulo 4: 2, 3 e 4. Não posso deixar de agradecer a Aline Quadros em particular, por toda ajuda, em vários momentos durante a realização desta tese.

Ao amigo Andreas Leistikow pelas excelentes discussões sobre os isópodos terrestres.

Às Professoras Helena Romanovski e Jocélia Grazia do Departamento de Zoologia pela gentileza em disponibilizar a B.O.D. para a criação dos animais.

Ao Prof. Gilson Moreira pela gentileza em auxiliar na preparação do material para microscopia eletrônica.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica, em especial a Moema, Francis e Mirian pelo auxílio com a preparação e exame das amostras.

Aos colegas do Departamento de Zoologia pela concessão do afastamento de minhas atividades, o qual foi fundamental para a finalização da tese. À secretária do Departamento, Sra. Dolores, que durante meu afastamento do Departamento, sempre me lembrou de prazos e foi eficiente no encaminhamento da documentação.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, em especial às Coordenadoras Dra. Jocélia Grazia e Dra. Suzana B. Amato, pela viabilização de muitas etapas deste trabalho, pelo suporte e apoio financeiro para realização dos trabalhos de campo e participação em eventos.

À PROPESQ-UFRGS pelo apoio financeiro dado ao longo da Tese e pela concessão de uma Bolsa de Iniciação Científica (BIC).

A FAPERGS, pela concessão de uma Bolsa de Iniciação Científica.

SUMÁRIO

| | |
|---|------|
| Prefácio | v |
| Resumo | viii |
| Abstract | xii |
| Capítulo 1 | |
| Introdução | 2 |
| Objetivos | 26 |
| Capítulo 2 | |
| Material e métodos | |
| A área de estudo | 28 |
| As amostragens | 32 |
| A manutenção dos animais em laboratório | 35 |
| Capítulo 3 | |
| Postmarsupial development of <i>Atlantoscia floridana</i> (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the manca stages | 38 |
| Capítulo 4 | |
| Postmarsupial development of <i>Atlantoscia floridana</i> (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): sexual differentiation and size at onset of sexual maturity | 67 |
| Capítulo 5 | |
| A field study on the growth curve of of <i>Atlantoscia floridana</i> (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in a Brazilian Restinga forest | 94 |
| Capítulo 6 | |
| Population and breeding biology of <i>Atlantoscia floridana</i> (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in southern Brazil | 117 |
| Capítulo 7 | |
| Discussão geral e conclusões..... | 162 |
| Referências Bibliográficas | 171 |

PREFÁCIO

A natureza é um intrigante e gigantesco quebra-cabeça. Passo a passo colocam-se novas peças, proporcionadas por novos conhecimentos e novas interpretações. Esta tese é uma peça neste quebra-cabeça. A espécie estudada, *Atlantoscia floridana*, um isópodo terrestre, é uma unidade biológica com sua história evolutiva como tantas outras, mas que tem se mostrado um excelente modelo de estudo.

As informações contidas nesta tese são apresentadas na forma de capítulos, sendo que a partir do capítulo 3, elas estão na forma de artigos científicos, na formatação das respectivas revistas para as quais foram ou serão submetidos.

No capítulo introdutório, encontram-se generalidades sobre os isópodos terrestres. Sendo eles crustáceos, mas que vivem tão longe do habitat aquático dos seus ancestrais, são apresentadas informações sobre as adaptações ao ambiente terrestre. Ainda, de forma a ilustrar o cenário sobre o conhecimento da diversidade, é apresentado um histórico geral, no Brasil e particular, na região meridional. Como se reproduzem, como se desenvolvem e como se relacionam com o ambiente, são também temas abordados neste capítulo.

O capítulo 2 trata brevemente das questões metodológicas que não foram abordadas diretamente nos artigos, especialmente as ilustrações, por razões de não adequação ao formato das revistas. Nos artigos, os

materiais e métodos utilizados estão descritos de forma mais detalhada.

Os capítulos 3 e 4 tratam do desenvolvimento pós-marsupial da espécie em estudo. O primeiro apresenta os estágios iniciais, logo após o nascimento até a terceira muda, quando os indivíduos passam a ser juvenis e os sexos podem ser reconhecidos. Os estágios juvenis constituem o tema do capítulo quatro, onde é abordado o desenvolvimento das características sexuais secundárias e o estágio em que os machos e as fêmeas se tornam aptos à reprodução.

No capítulo 5 pode-se conhecer a curva de crescimento da espécie, para machos e para fêmeas, as quais foram calculadas com base em dados de campo.

A biologia populacional e a reprodução são temas tratados no capítulo 6.

Por fim, no capítulo 7 são apresentadas conclusões gerais e perspectivas que este estudo forneceu.

RESUMO

RESUMO

A espécie de isópodo terrestre *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) tem uma distribuição geográfica conhecida desde os Estados Unidos (Flórida) até o norte da Argentina. No Estado do Rio Grande do Sul a espécie é registrada em muitas localidades, tanto em áreas urbanas como não urbanas. O presente trabalho apresenta dados sobre o desenvolvimento pós-marsupial e ecologia populacional de *A. floridana*. As amostragens foram obtidas de ABR/00 a OUT/01 na Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

Para o estudo do desenvolvimento pós-marsupial, fêmeas ovíferas foram mantidas separadamente em pequenos potes a uma temperatura de 20° C (±1° C). Depois do nascimento cada recém-nascido (manca I) foi mantido separadamente de maneira a observar as mudas subseqüentes. Em um período de aproximadamente 12 horas os animais realizaram a primeira muda. O estágio de manca II durou $9,16 \pm 1,57$ dias, enquanto manca III durou um período $9,96 \pm 1,05$ dias. O crescimento foi observado através das medidas da largura do cefalotórax. Os três estágios de manca são descritos, ilustrados e comparados com o adulto. As principais características diagnósticas entre as mancas I, II e III são apresentadas, bem como as coordenadas b/c e d/c dos noduli laterales.

De maneira a estudar a diferenciação e tamanho da maturidade sexual, os juvenis foram mantidos em laboratório e medidos da mesma forma como apresentado acima. Os estágios juvenis foram observados e o desenvolvimento dos poros genitais femininos e da genitália masculina foram descritos. Com base na menor fêmea ovífera, a maturidade sexual foi estimada em 1,04mm de largura do cefalotórax. Para os machos

uma relação morfométrica entre a largura do cefalotórax e o comprimento da papila genital indicou a maturidade sexual em 0,7mm de largura do cefalotórax. Seis e três estágios juvenis foram reconhecidos para fêmeas e machos, respectivamente. Os machos atingem a maturidade com a idade de um mês e meio e as fêmeas, em torno dos três meses.

A curva de crescimento para *A. floridana* é apresentada com base em dados de campo. Os animais capturados foram sexados, tiveram a largura do cefalotórax medida e o crescimento foi analisado através do modelo de von Bertalanffy. A curva de crescimento para machos e fêmeas é descrita pelas respectivas equações: $W_t = 1,303 [1 - e^{-0,00941 (t + 50,37)}]$ and $W_t = 1,682 [1 - e^{-0,0575 (t + 59,13)}]$. As curvas mostraram crescimento diferencial entre os sexos com as fêmeas atingindo maior W_∞ com uma taxa de crescimento menor. Com a curva de crescimento foi também possível estimar a expectativa de vida para machos e fêmeas.

Um total de 7.833 indivíduos foi amostrado ao longo do período de 19 meses. Destes, 2.792 eram machos, 3.400 fêmeas e 1.691 eram manca. Houve uma diferença significativa entre o tamanho de machos e de fêmeas coletados em 2000 e 2001, com um tamanho médio menor no segundo ano devido a ausência de indivíduos nas classes de maior tamanho. A densidade populacional variou ao longo das estações; a população mínima foi de 131 indivíduos, a máxima 1.040 e a média de 450 m⁻². A proporção sexual operacional favoreceu os machos e não mostrou mudança com as estações. Com base na presença de fêmeas ovígeras e pós-ovígeras ao longo do ano, a reprodução é considerada contínua. Contudo, o pico da reprodução ocorre no outono e na primavera. As fêmeas ovígeras foram medidas (CW=largura do cefalotórax) e o número de ovos foi contado. A fecundidade (F) variou de 5 a 23 ovos ($\bar{x} = 11,18 \pm 3.64$) por fêmea e é expressa pela regressão $F = -18,48 + 22,59 CW$, com a largura do cefalotórax variando

de 1,04 a 1,68 mm. A mortalidade no marsúpio foi somente 0,91% e a produção de ovos na primavera foi 588 m^{-2} e durante o outono, 660 m^{-2} . O recrutamento ocorreu em todos os meses e ovos, embriões e mancas marsupiais também estiveram presentes durante todo o ano. *Atlantoscia floridana* é a espécie de isópodo terrestre dominante na área de estudo, sendo a característica mais notável o seu investimento reprodutivo.

ABSTRACT

ABSTRACT

The terrestrial isopod *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) is known to occur from U.S.A. (Florida) to Argentina. In the southernmost Brazilian State, Rio Grande do Sul, the species is recorded in many localities, urban and non-urban areas. This work provides data on postmarsupial development and ecology of *A. floridana*. Samplings were taken from APR/00 to OCT/01 at the Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

Regarding the study of postmarsupial development, ovigerous females were reared separately in small containers at 20° C ($\pm 1^\circ$ C). After hatching, the first stages, manca I, was reared separately in order to observe the subsequent moults. After about 12 hours the animals underwent the first moult. Manca II stage lasts 9.16 ± 1.57 days while manca III 9.96 ± 1.05 days. Growth was observed through measurements of cephalothorax width. The three manca stages were described, illustrated, and compared with the adults. The main distinguishing characteristics among mancas I, II and III were presented as well as the b/c and d/c coordinates of the noduli laterales.

In order to study the sexual differentiation and size at onset of sexual maturity, juveniles were reared and measured as explained above. The juvenile stages were observed and the development of female genital pores and male genitalia of different juvenile stages described. On the basis of the smallest ovigerous female, sexual maturity was estimated in 1.04mm of cephalothorax width. For males, a morphometric relationship between cephalothorax width and genital papilla length allowed to estimate sexual maturity in 0.7mm of cephalothorax width. Six and three

juvenile stages was recognized for females and males, respectively. Males attain maturity with the age of one month and a half and females around three months.

The growth curve for *A. floridana* was presented based on field data. Captured individuals were sexed and had their cephalothorax width measured, with the data analyzed with von Bertalanffy's model. The growth curves for males and females are described, respectively, by the equations: $W_t = 1.303 [1 - e^{-0.00941(t + 50.37)}]$ and $W_t = 1.682 [1 - e^{-0.00575(t + 59.13)}]$. The curves showed differential growth between the sexes, where females reach a higher W_∞ with a slower growth rate. Based on growth curve it was also possible to estimate life expectancy for males and females.

A total of 7,833 individuals were sampled along a period of 19 months. Of these, 2,792 were males, 3,400 females and 1,691 were manca. There was a significant difference between the size of both, males and females collected in 2000 and 2001, which had a smaller average size on the second year because of an absence of individuals on the larger size classes. Population density varied along the seasons; the minimum population was 131 individuals, the maximum 1,040 and the average 450 m⁻². The operational sex ratio favoured males and showed no changes with season. Based on the presence of ovigerous and post-ovigerous females throughout the year, reproduction is considered continuous. However, the reproduction peak occurs during autumn and spring. Ovigerous females were measured (CW=cephalothorax width) and the number of eggs was counted. Fecundity (F) varied from 5 to 23 eggs ($\bar{x}=11.18\pm 3.64$) per female, and was expressed by the regression $F=-18.48+22.59 CW$, with the female cephalothorax width varying from 1.04 to 1.68 mm. Marsupial mortality was only 0.91% and egg production in spring was 588 m⁻² and during autumn, 660 m⁻². Recruitment occurs in all months and eggs, embryos and marsupial manca are also present all year round. *Atlantoscia floridana* is the dominant species among terrestrial

isopods in the study area, the most remarkable characteristic being its reproductive investment.

CAPÍTULO 1

- **Introdução**
- **Objetivos**

INTRODUÇÃO

Quem são os isópodos terrestres?

Os isópodos terrestres pertencem à Superordem Peracarida, Ordem Isopoda, Subordem Oniscidea, e são conhecidos popularmente como “tatuzinhos”. Do ponto de vista de ocupação de ambientes, são tão diferentes de outros crustáceos que se poderia perguntar: como conseguiram se adaptar ao meio terrestre, considerando sua evolução direta de ancestrais marinhos? De fato, representam uma linha particularmente interessante de evolução, sendo um dos poucos grupos, entre os crustáceos, a emergir do ambiente aquático e se tornar independente dele. Foram capazes de habitar desde a zona litoral até campos, florestas e deserto, mostrando vários graus de características adaptativas para a sobrevivência em seus respectivos habitats (WARBURG 1987). Em vista disso, pode-se dizer que os isópodos terrestres constituem, entre os crustáceos, o grupo de maior sucesso quanto à exploração dos ambientes terrestres, sob o ponto de vista de diversidade e adaptação. São conhecidas, até o presente, cerca de 3.800 espécies de isópodos terrestres (SCHMALFUSS 2002).

Os isópodos são importantes representantes da fauna de solo, constituindo grande parte da mesma e influenciando na sua dinâmica. Participam da formação do solo e da reciclagem de nutrientes e são essenciais como fonte alimentar para uma variedade de organismos, incluindo invertebrados e vertebrados, como aves e répteis. Alimentam-se de plantas mortas, embora possam consumir, também, restos de animais mortos. Algumas espécies, pelo fato de se alimentarem de brotos de plantas, quando em lavouras ou jardins de residências, são consideradas pragas.

A vida no ambiente terrestre

Para grupos animais que colonizam a terra a partir da água, as mudanças nas características físicas e químicas do ambiente são muito grandes. As estratégias adaptativas dos isópodos para a conquista do novo ambiente, onde a água é o fator limitante para a sobrevivência, estão relacionados ao comportamento e à fisiologia, associados com mudanças estruturais. Entre elas, a aquisição de sistemas condutores de água, excreção do produto nitrogenado em forma gasosa, presença de lipídios na cutícula e muda em duas etapas. Sendo animais criptozóicos, evitam a luz e requerem ambientes úmidos. Durante o dia se escondem entre troncos podres e folhas em decomposição, sob pedras ou entre rachaduras no solo (WARBURG 1993). Além destas, duas outras são, talvez, as estratégias adaptativas mais importantes na conquista do ambiente terrestre: pulmões pleopodais e marsúpio.

Para a respiração aérea, em substituição às brânquias das espécies aquáticas, algumas espécies desenvolveram estruturas especiais, os pulmões pleopodais. Estes estão localizados nos exópodos dos pleópodos e constam de pequenas cavidades ramificadas, associadas às trocas gasosas (LEISTIKOW & ARAUJO 2001). Nem todas as espécies possuem este sistema sendo que as que o possuem são mais eficientes na obtenção do oxigênio do ar. Daí se atribui maior ou menor capacidade para sobreviver em ambientes mais ou menos secos (LITTLE 1990).

As fêmeas, no período reprodutivo, realizam uma muda especial, onde adquirem uma bolsa incubadora, o marsúpio, formado por estruturas laminares que se desenvolvem desde a base dos primeiros pares de pleópodos e se projetam para dentro para formar um falso assoalho. O marsúpio é um ponto chave na evolução dos isópodos terrestres. Ele funciona como um micro aquário, protegendo, nutrindo e fornecendo

oxigênio para os filhotes em desenvolvimento, independente de uma fonte externa de água (HOESE 1984). Nos isópodos terrestres, diferente dos isópodos aquáticos, ele é um sistema fechado e as fêmeas desenvolvem expansões cuticulares, os cotilédones, responsáveis pela nutrição e oxigenação dos ovos/embriões/mancas marsupiais em desenvolvimento (HOESE & JANSSEN 1989).

O conhecimento da diversidade

As investigações sobre os isópodos terrestres iniciaram por volta de 1800 com estudos de sistemática, os quais constam da descrição de aproximadamente 100 espécies.

No início do século XX, novos temas começaram a ser abordados, pois muito do inventariamento faunístico já havia sido realizado, pelo menos, na Europa.

Em um nível mundial, a literatura a respeito da diversidade do grupo é vasta. No entanto, apenas cerca de 200 espécies são conhecidas para a América do Sul, evidenciando um grande vazio no que se refere ao conhecimento da diversidade e distribuição das espécies nesta vasta região caracterizada por uma grande variedade de biomas. Dentro deste cenário inclui-se o Brasil, cuja perspectiva de aumento no número de espécies é muito grande, visto que são conhecidas apenas pouco mais de uma centena delas.

Panorama geral sobre o conhecimento da fauna de isópodos terrestres no Brasil

Grande parte do que se conhece da fauna de isópodos terrestres do Brasil se deve ao trabalho do professor Alceu Lemos de Castro. Durante os anos de 1952 a 1986 este pesquisador do Museu Nacional, Rio de Janeiro, publicou dezenas de trabalhos descrevendo espécies novas e registrando novas ocorrências em todo o território nacional, especialmente nos Estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Espírito Santo, Bahia, Pará e Amazonas.

Mais recentemente, novas descrições foram publicadas por SOUZA-KURY (1993; 1997) e se referem basicamente a isópodos terrestres das Regiões Norte e Nordeste.

Há, no entanto, muitos Estados onde nunca foi registrada uma espécie sequer, como é o caso de Alagoas, Ceará, Maranhão, Tocantins, Goiás, Roraima, Acre e Rondônia. Outros Estados, por sua vez, tem registros pouco expressivos, como é o caso de Mato Grosso do Sul, com apenas uma espécie, Paraíba, Rio Grande do Norte e Mato Grosso, com duas espécies cada um, Pernambuco e Amapá, com cinco e seis espécies, respectivamente. O Estado do Amazonas, por sua vez, tem nove espécies registradas. Para o Estado de Sergipe ARAUJO & LEISTIKOW (1999) descreveram uma nova espécie. Atualmente são conhecidas 117 espécies de isópodos terrestres para o Brasil (SOUZA-KURY 1998).

Na região Sul houve um aumento expressivo de registros e novas descrições a partir da década de 80, como pode ser visto em detalhe, a seguir.

O conhecimento atual sobre a fauna de isópodos terrestres do Brasil Meridional

As primeiras informações sobre a fauna de isópodos terrestres do Brasil meridional aparecem na obra de VERHOEFF (1941) e constam da descrição de duas espécies de Nova Teutônia (SC). A seguir, CAMARGO (1954) registrou para o Rio Grande do Sul quatro espécies, sendo duas introduzidas no Brasil. ANDERSSON (1960) analisando material coletado em Nova Teutônia (Santa Catarina) descreveu três espécies novas. LEMOS DE CASTRO (1976) apresentou a distribuição geográfica de *Balloniscus sellowii*, (Brandt, 1833) citando a espécie como ocorrente no Rio Grande do Sul. Para *Atlantoscia alceui* [atualmente *A. floridana* (van Name, 1940)] LEMOS DE CASTRO (1985) forneceu uma redescrição e novos registros em vários Estados, incluindo o Rio Grande do Sul.

O conhecimento sobre os isópodos terrestres do Estado do Paraná deve-se aos trabalhos de ZARDO (1989), com a descrição de uma espécie e de ZARDO & LOYOLA E SILVA (1988), com o registro de duas espécies para Curitiba, ambas citadas pela primeira vez para o Brasil.

Os resultados de ARAUJO & BUCKUP (1994a; 1994b, 1996a; 1996b), ARAUJO *et al.* (1996) e ARAUJO & ZARDO (1995), obtidos a partir da análise de material coletado nos Estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul revelaram 10 registros novos para a área. Com este estudo, foi ampliado o conhecimento da área de ocorrência de cinco espécies bem como foram descritas cinco espécies novas. Mais recentemente, os trabalhos de ARAUJO & BUENO (1998) e ARAUJO (1999), apresentam o registro de três espécies e a descrição de duas espécies novas, respectivamente, para o Rio Grande

do Sul. ARAUJO & LOPES (2002) descreveram três espécies novas de *Benthana* Budde-Lund, 1908 para o Rio Grande do Sul.

Na Reserva Biológica do Lami são conhecidas, até o presente, quatro espécies: *Atlantoscia floridana*, *Balloniscus sellowii*, *Trichorhina argentina* Vandel, 1963 e *Neotroponiscus daguerrei* (Calabrese, 1939), sendo esta última muito comum em bromélias.

Atualmente são registradas, portanto, 34 espécies, para os Estados da Região Sul, totalizando 10 famílias.

Reprodução em Isópodos Terrestres

Para os isópodos terrestres, os tipos de comportamento reprodutivo e as adaptações para o sucesso reprodutivo podem variar entre as espécies e nos diferentes ambientes. Por exemplo, a maioria das espécies reproduz-se sexualmente, porém, em gêneros como *Trichorhina* Budde-Lund, 1908 e *Nagurus* Holthuis, 1949 (cosmopolitas) os animais reproduzem-se através de partenogênese (SOUZA-KURY 1997; KWON & TAITI 1993). A espécie dos desertos africanos *Hemilepistus reaumuri* (Audouin & Savigny, 1926) por sua vez, vive em grupos familiares, em buracos, os quais são vitais e têm que ser continuamente defendidos contra competidores. Na época da reprodução, os adultos formam pares monógamos e são capazes de se reconhecer. Mais tarde, depois do nascimento dos filhotes, eles reconhecem os filhotes e estes, reconhecem-se entre si (LINSENMAIR 1984).

Considerando as adaptações sexuais como centrais em muitos aspectos da biologia dos isópodos, WILSON (1990) descreveu as estruturas e funções dos órgãos copulatórios. Incluiu no trabalho, uma detalhada descrição da morfologia e evolução do aparelho genital de machos e fêmeas em espécies aquáticas e terrestres.

Nos isópodos terrestres, os sexos são facilmente reconhecíveis, uma vez que os machos apresentam uma genitália formada pelo prolongamento dos endópodos e exópodos dos pleópodos 1 e 2 e, no meio, a papila genital, análoga ao pênis (SUTTON 1980). As fêmeas adultas reprodutivas, por sua vez, são imediatamente reconhecidas pela presença de marsúpio. O macho faz o reconhecimento da fêmea através de feromônios, usando a antena como receptor olfativo e também por estímulos táteis (LEFEVBRE & CAUBET 1999). A cópula ocorre primeiro em um poro genital feminino, seguida pela cópula no outro poro genital (1 poro de cada lado) (SUTTON 1980). Os dois

primeiros pleópodos formam uma espécie de funil, por onde passam os espermatozóides, funcionando como uma expansão da papila genital.

Durante a estação reprodutiva as fêmeas passam por uma muda especial, onde se desenvolve o marsúpio. HOESE & JANSSEN (1989) demonstraram que o marsúpio proporciona água, oxigênio e matéria orgânica para os jovens através de prolongamentos da cutícula, para dentro do marsúpio, chamados cotilédones. As reservas maternas estocadas no tecido adiposo são consideradas a fonte para esta provisão. O cuidado parental protege os filhotes da dessecação, doenças e predação, além de proporcionar nutrição pela mãe. Ao nascer, os jovens são semelhantes aos adultos, apenas com um par de pernas a menos (fase de manca), sem pigmento e com um tegumento delicado. O número de filhotes é diferente em cada espécie, podendo variar de poucos, como algo em torno de 2-9, como em *Trichoniscus pygmaeus* Sars, 1899 (SUTTON *et al.* 1984) a muitos, o que equivale dizer em torno de 100, como em *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804) (HEELEY 1941).

O efeito do fotoperíodo e da temperatura sobre a reprodução e o desenvolvimento embrionário foi estudado por HORNUNG & WARBURG (1993), em Israel. A espécie estudada, *Porcellio ficulneus* Budde-Lund, 1885, vive em locais quentes e secos; a vitelogênese ocorre no inverno e o nascimento dos filhotes ocorre na primavera. Em condições de laboratório os autores constataram três pontos no que se refere à influência dos fatores mencionados acima: (1) efeito sobre o tempo de desenvolvimento; (2) efeito sobre o número de oócitos e ovos; (3) efeito sobre a liberação das mancás. A temperatura alta e o longo fotoperíodo encurtam o desenvolvimento, há menor número de amadurecimento de oócitos e em 47% dos casos, as mancás morreram no marsúpio e causaram a morte da mãe. Assim, a espécie, que vive em condições semelhantes às testadas, responde às condições ambientais

reproduzindo-se cedo e reduzindo o número de filhotes. No entanto, foi observado que a oogênese se desenvolve em qualquer fotoperíodo, mesmo na escuridão total, bem como a formação do marsúpio e desenvolvimento das mamas. Outros trabalhos demonstram, também, a influência destes fatores o que evidencia que na grande maioria das espécies estudadas a reprodução é sazonal (NAIR 1984; WARBURG & COHEN 1993; WARBURG 1993; MEDINI *et al.* 2000).

Desenvolvimento pós-marsupial em Isópodos Terrestres

Poucos são os trabalhos que enfocam o acompanhamento do desenvolvimento após o nascimento. Desconhece-se, para a maioria das espécies, quantas mudas são necessárias até o aparecimento dos caracteres sexuais externos. Não se tem uma estimativa de tamanho para poder relacionar este com o início da fase adulta, por exemplo.

Os primeiros autores que descreveram os estágios de manca evidenciaram padrões, especialmente relacionados com a morfologia das antenas e com o aparecimento do sétimo par de pereiópodos (VERHOEFF 1920; MATSAKIS 1955). HEELEY (1941) observou os primeiros estágios do desenvolvimento pós-marsupial em uma variedade de espécies, e forneceu detalhes sobre o processo da muda, bem como o tempo do período intermuda.

HADDAD (1982) acompanhou o desenvolvimento pós-embriônico de *Balloniscus sellowii*, uma espécie nativa da América do Sul, comum no Brasil. O autor conduziu suas observações em condições de laboratório e concluiu que os jovens realizam sua primeira muda em menos de 24h após saírem do marsúpio. Nesta fase há um incipiente desenvolvimento do pereiópodo 7 o qual se desenvolve até a quarta muda.

KATAKURA (1984) estudando o processo de diferenciação sexual em *Armadillidium vulgare* observou que depois da primeira fase pós-marsupial, ou seja, após a primeira muda, o dimorfismo sexual externo e interno não é detectável. Depois da quarta muda (quinta fase), o macho pode ser diferenciado por um suave

prolongamento do endópodo do primeiro par de pleópodos e pelo desenvolvimento inicial da papila genital.

KACEM-LACHKAR (1997) não somente acompanhou o desenvolvimento de *H. reaumurii* para determinar a muda em que ocorre a diferenciação sexual como também analisou o desenvolvimento de outras estruturas e o tamanho dos animais após as mudas. Na terceira muda, por exemplo, os indivíduos mediam entre 4 e 5mm e tinham o sétimo par de pereiópodos completamente formados, embora pouco funcionais. Nesta fase ainda era impossível distinguir machos de fêmeas. A distinção foi possível após a quarta muda quando foi observado o desenvolvimento inicial da genitália masculina. Durante esta fase, os indivíduos mediam entre 6 e 7mm. No sexo feminino, a diferenciação ocorreu na quinta muda, com o desenvolvimento dos orifícios genitais na base do pereiópodo 5. Também foi observada uma pequena modificação na forma do pleópodo 1.

Ecologia de Isópodos Terrestres

Apesar do avanço na investigação da diversidade da fauna de isópodos terrestres no Brasil, pouco se tem investido na procura de informações a respeito da ecologia das espécies já conhecidas. Assim, dados de campo sobre populações e comunidades de isópodos tanto de espécies exóticas quanto de espécies nativas do Brasil não existem. Os trabalhos de HADDAD (1982) e HADDAD & VERANI (1984), figuram entre os únicos que não tratam de taxonomia. Os autores apresentam dados sobre o desenvolvimento e crescimento pós-marsupial de *B. sellowii* a partir de experimentos realizados em laboratório. Na América do Sul, estes dados também são raros, podendo-se encontrar em PAOLETTI (1989) informações sobre estrutura de comunidades de solo na Venezuela onde o autor inclui os isópodos na sua investigação.

A relação feita acima pode ser aplicada também a um nível mundial, uma vez que apenas aproximadamente 20 espécies foram estudadas com respeito à dinâmica populacional (WARBURG & COHEN 1992a). Dentre estas, em torno de 20% são representadas por espécies cosmopolitas, como é o caso de *A. vulgare*, *Porcellio laevis* Latreille, 1804, e *Porcellio scaber* Latreille, 1804.

O que facilita o estudo com uma espécie cosmopolita? Principalmente o fato de que elas ocupam os ambientes associados ao homem e, nestes, ocorrem em abundância, constituindo fonte permanente para estudos ecológicos. Em geral, por esta característica, adaptam-se muito bem ao sistema de cultivo em laboratório. Além disso, como é o caso de *A. vulgare*, têm um tamanho comparativamente grande (em torno de 12-15mm), sendo de fácil manipulação e coleta.

Armadillidium vulgare é uma das espécies de isópodos terrestres mais estudadas. Para esta espécie podem ser encontrados dados referentes a características

populacionais, no clássico e pioneiro trabalho de PARIS & PITELKA (1962), ecologia de populações em dois habitats diferentes (AL-DABBAGH & BLOCK 1981), efeitos da qualidade do alimento na dinâmica das populações (RUSHTON & HASSALL 1983) e as relações entre muda, crescimento e reprodução, no contexto da dinâmica populacional (LAWLOR 1976). Estudos semelhantes existem para *P. laevis* (NAIR 1984). MCQUEEN & CARNIO (1974) estudaram, em laboratório, os efeitos de fatores climáticos na demografia de *Porcellio spinicornis* Say, 1818 no Canadá. Os autores estavam interessados nas possíveis modificações causadas pela temperatura, umidade e fotoperíodo. Assim, eles demonstraram que as taxas de crescimento são dependentes da temperatura: baixa entre 0° e 10°, máxima até 30° e novamente baixa acima de 35°. As taxas de sobrevivência são dependentes da temperatura e do tamanho do animal: animais pequenos sobrevivem entre 10° e 35° com máximo em 25°; animais médios (juvenis) e adultos sobrevivem entre 0° e 35° com o máximo em 25°. As fêmeas são capazes de reproduzir-se entre 17,5° e 27,5° e o número de filhotes aumenta com o tamanho da fêmea. Com relação à umidade, foi observado que a espécie tolera pouca variação, mas os animais procuravam permanecer nos micro-habitats com as condições de umidade mais adequadas. O fotoperíodo, por sua vez, não demonstrou ter efeitos sobre a demografia.

Estudos com espécies nativas foram feitos especialmente na Inglaterra, Israel, Hungria e China. SUNDERLAND *et al.* (1976) analisando a dinâmica de uma população de *Philoscia muscorum* Scopoli, 1763 na Inglaterra, observaram pequenas flutuações na densidade populacional ao longo do ano e durante o período de cinco anos. As maiores flutuações foram devidas ao recrutamento sendo este, anual. Com estudos de laboratório, os autores demonstraram que a duração do período marsupial é em torno de 34-37 dias e é independente do tamanho da fêmea. A natalidade variou

entre 60 e 361 embriões $0,1 \text{ m}^{-2}$ e a mortalidade durante a vida de uma coorte não foi dependente da densidade inicial da mesma. Um outro dado importante refere-se à reprodução: a análise da frequência por tamanho demonstrou que as fêmeas de cada coorte se dividem em dois grupos diferindo na velocidade do crescimento formando um grupo de crescimento rápido e um grupo de crescimento lento. Durante o período reprodutivo em um dos anos de estudo, as fêmeas do primeiro grupo reproduziram mais cedo e tiveram duas proles, enquanto que as demais reproduziram mais tarde e tiveram uma única prole. Neste caso se observa perfeitamente o que já foi mencionado por HARTNOLL (1982): a questão do investimento no crescimento ou na reprodução. Como alocar os recursos? Há uma grande necessidade de energia para realizar a ecdise e para completar o crescimento após a mesma. No entanto, estes recursos não estarão disponíveis para a reprodução e isto significa menos energia para a maturação ovariana. No caso da espécie analisada pelos autores citados, as duas estratégias ocorrem, garantindo, talvez, o sucesso da reprodução, uma vez que ela é anual. As fêmeas que investem na reprodução e não no crescimento garantem um estoque inicial de filhotes e, se não houver mortalidade, garantem um segundo. Já as fêmeas que investem no crescimento, garantem também um estoque, mesmo que tardio e menor (elas produzem menos ovos). A produção de um menor número de ovos, neste caso, é diferente do esperado e do que foi mencionado para a espécie tratada anteriormente: aqui, o número de filhotes por fêmea está relacionado ao tamanho da mesma.

HORNUNG (1984; 1989) estudando uma população de *Trachelipus nodulosus* C.L. Koch, 1838 na Hungria, observou picos de densidade da espécie nos meses de julho-agosto, referentes ao verão europeu, por um período de estudo de quatro anos. O autor concluiu que os fatores climáticos são os responsáveis pela determinação da densidade populacional e dinâmica anual.

A dinâmica de populações de três espécies simpátricas foi estudada por MA, DUDGEON & LAM (1991), em Hong Kong. As densidades variaram entre as espécies e estação do ano. A densidade foi correlacionada com a temperatura do ar, sendo que não foi significativa a correlação entre a densidade e a umidade relativa. Na mesma área, MA, LAM & DUDGEON (1991) estudaram as variações inter e intra-específicas nas histórias de vida das mesmas espécies simpátricas. As três espécies são iteróparas (ver adiante) e, embora tenham longevidade diferente, a fecundidade é similar entre elas. As fêmeas eram geralmente mais pesadas durante a primavera e verão, o que provavelmente reflete um crescimento mais favorável durante os meses mais quentes. Neste período a fecundidade foi mais alta e positivamente relacionada com o tamanho da fêmea. Por outro lado, o acompanhamento da fecundidade de outra espécie demonstrou que esta foi mais alta no ano chuvoso (HORNUNG 1984; 1989). É importante ressaltar que, através do conhecimento da fecundidade, pode-se ter uma estimativa do potencial reprodutivo e do valor do recrutamento em uma população natural.

Na região mediterrânea do norte de Israel, WARBURG & COHEN (1992a) estudaram a dinâmica de populações, crescimento e longevidade de *Armadillo officinalis* Duméril, 1816. Os dados foram obtidos em campo, de uma população natural e em laboratório, onde foi observado o crescimento dos indivíduos (acompanhamento de uma coorte). Foi observado que a população tende a crescer durante o inverno e decrescer durante o verão, quando, possivelmente, os jovens se movem para baixo e não podem ser coletados. Na verdade, como os jovens não estão sendo coletados, o recrutamento não está sendo acessado, o que poderia indicar que a densidade máxima é no verão e não no inverno. No laboratório, os autores acompanharam o crescimento através do peso. Houve uma grande variabilidade na taxa de crescimento dentro de uma

mesma prole, bem como entre proles de fêmeas diferentes. Os animais foram acompanhados por dois anos sendo que no primeiro ano eles crescem devagar e, durante o segundo ano, o peso aumenta rapidamente; as fêmeas cresceram mais rapidamente que os machos. A partir dos dados de peso, os autores estimaram a longevidade e acreditam que as fêmeas desta espécie que pesam 0,55g vivam em torno de 6 anos, 0,60g vivam 7 anos, 0,66g vivam 8 anos e 0,72g vivam 9 anos.

A proporção sexual geralmente encontrada na natureza é de 1:1 e isto é especialmente importante nas espécies em que um macho pode acasalar com somente uma fêmea. Nas espécies onde um macho acasala com várias fêmeas, a população pode ter mais fêmeas do que machos. No caso de uma proporção não balanceada, pode haver uma diminuição na reprodução. GREENWOOD & ADAMS (1987) apresentam níveis de análise de proporção sexual em uma população. A proporção sexual primária se refere à quantidade de machos e fêmeas imediatamente após a formação do zigoto, sendo que a variação na proporção está relacionada ao balanço na produção de gametas ou taxa de sucesso entre eles. A proporção sexual secundária informa a quantidade relativa de machos e fêmeas depois do investimento parental; no caso dos isópodos, depois da saída da manca do marsúpio. A proporção sexual terciária é o balanço dos indivíduos adultos na população sendo que o número de machos e de fêmeas sexualmente ativos varia no tempo e no espaço. Este último é semelhante à proporção sexual operacional, que leva em conta somente os indivíduos sexualmente aptos à reprodução de uma população (EMLEN & ORING 1977), onde se excluem os indivíduos que em um determinado momento, apesar de maduros sexualmente não podem se reproduzir, como fêmeas ovígeras, por exemplo. Em isópodos, estudos de campo permitem estimar a proporção sexual terciária e operacional, uma vez que os sexos só podem ser definidos depois da fase juvenil.

Segundo WARBURG & COHEN (1992a), para *Trachelipus nodulosus* a proporção sexual se mostrou constante no ano e durante o período de estudo de quatro anos, correspondendo sempre a um número maior de fêmeas (75%). Para *Armadillo officinalis*, a proporção sexual encontrada foi próxima de 1:1 com algum aumento para as fêmeas. Segundo os autores, este pequeno desvio se dá porque os machos morrem antes na população de adultos, uma vez que a proporção inicial na população de jovens é de 1:1. Nas três espécies estudadas por MA, LAM e DUDGEON (1991), a proporção sexual sempre foi diferente de 1 com um número maior para fêmeas e, embora tenha havido uma flutuação ao longo do ano, nunca houve um número significativo de machos maior do que o de fêmeas. Por outro lado, existem populações de espécies de isópodos onde os machos são mais freqüentes, como em *Armadillidium vulgare*: ela muda de 1:1 para 1.38M: 1 F (PARIS & PITELKA 1962). Ressalta-se que nestes trabalhos, os autores utilizam a proporção sexual terciária, uma vez que não há como estimar a maturidade sexual através de caracteres morfológicos.

A partir de dados de campo e laboratório, pesquisadores procuraram investigar os padrões de reprodução em isópodos terrestres, os quais, de acordo com BEGON *et al.* (1996), podem ser de dois tipos: iteroparidade ou semelparidade. No primeiro caso, um indivíduo normalmente passa por muitos eventos reprodutivos, o que, em última análise, significa dizer que este indivíduo tem um período reprodutivo estendido. No segundo caso, os indivíduos têm somente um evento reprodutivo durante sua vida, antes do qual eles cessam seu crescimento e, durante há pouco ou nenhum investimento na sobrevivência; depois, eles geralmente morrem.

WARBURG & COHEN (1992b) constataram, a partir de dados de laboratório, a ocorrência de iteroparidade em *A. officinalis*. A espécie se reproduz várias vezes durante a sua longa vida (ver adiante). Os autores chamam a atenção de que ainda

há muita dúvida sobre o padrão reprodutivo de algumas espécies investigadas. Assim, eles recomendam que dados de campo podem não ser suficientes, sendo necessário um acompanhamento em laboratório das fêmeas após o nascimento dos filhotes, por tanto tempo quanto possível, para a observação de novos eventos reprodutivos.

WARBURG & COHEN (1993) complementaram o estudo anterior com dados de campo e confirmaram a iteroparidade na espécie mencionada. Ao mesmo tempo, estudaram *Schizidium tiberianum* Verhoeff, 1923 e observaram que nesta espécie, o padrão reprodutivo é do tipo semelparidade. Aparentemente, como já disseram WARBURG *et al.* (1984), é possível que muitas espécies ditas como semélparas sejam, na verdade iterópara, como é o caso de *A. officinalis*, tida na época, como semélpara. O que faltam são estudos direcionados para esta questão; inclusive, estudos que tenham acompanhamento em laboratório.

Os isópodos são geralmente encontrados em micro-habitats criptozóicos. Para WARBURG (1993) a umidade do solo é o principal fator que afeta a distribuição e abundância em isópodos. HORNUNG (1991) encontrou duas espécies em depressões de um terreno coberto por gramíneas, demonstrando que os animais tendem a se agregar nos ambientes úmidos, aqui representados pelas depressões. Por outro lado, os dados de HASSAL & DANGERFIELD (1989) mostraram que a distribuição de isópodos em um campo está relacionada à intensidade de herbivoria que acontece no mesmo, sendo esta relação diferente nas espécies estudadas. *Porcellio scaber* era mais abundante nas áreas mais afetadas pela herbivoria, enquanto *P. muscorum* era mais abundante em áreas menos afetada e *Armadillidium vulgare*, abundante nas duas.

É importante destacar que *Philoscia muscorum* pertence à mesma família de *Atlantoscia floridana* e que, em um levantamento prévio realizado na área de estudo do presente projeto, a espécie não foi encontrada em locais de campo aberto ou mesmo

com pouca vegetação. Ainda, um acompanhamento do comportamento da população ao longo do ano pode informar sobre a distribuição e abundância sob as diferentes condições climáticas proporcionadas pela sazonalidade. Este é o tema desenvolvido por HORNUNG & WARBURG (1995) quando analisaram a distribuição e abundância de 11 espécies em habitats diferentes. A diversidade foi calculada sendo mais alta nos ambientes de floresta de carvalho. Para os autores, o decréscimo no número de espécimes é refletido pelas mudanças sazonais, especialmente no verão pelas condições extremamente secas.

Comumente utilizada para decápodos (VALENTI *et al* 1994; BUENO *et al* 2000) e peixes (SANTOS 1978), a equação de von BERTALANFFY (1938), usada para o cálculo da curva de crescimento, foi aplicada para isópodos terrestres somente por HADDAD & VERANI (1984) e MCQUEEN & CARNIO (1974). A partir dela, conforme SANTOS (1978), além de estimar o crescimento, é possível determinar a relação existente entre o comprimento e a idade, outra forma de acessar a longevidade.

Conservação

O sucesso do monitoramento e conservação das espécies depende, em grande parte, do conhecimento da riqueza faunística de uma região. Sem medidas quantitativas da diversidade, baseadas em inventários, não é possível produzir políticas de conservação (SOULE & KOHM 1989). A descrição da diversidade constitui o primeiro passo e não é, por si só, suficiente para o embasamento de estratégias de conservação. É necessário um complemento, isto é, as informações sobre a diversidade devem estar acompanhadas de dados sobre a biologia das espécies envolvidas.

Os isópodos terrestres por serem importantes integrantes da fauna do solo têm papel fundamental na transferência de energia na medida em que participa diretamente da formação do solo e da reciclagem de nutrientes podendo ser, inclusive, uma fonte alimentar para uma variedade de outros organismos. Neste sentido, espera-se contribuir para o conhecimento da biologia de *A. floridana*, uma espécie nativa da América do Sul e característica de regiões de restinga, fornecendo subsídios para as estratégias de conservação dos recursos naturais existentes na Reserva Biológica do Lami.

A espécie: *Atlantoscia floridana*

Atlantoscia floridana (Van Name, 1940) (Fig. 1) é uma espécie nativa das Américas, sendo descrita pela primeira vez a partir de espécimes coletados na Flórida (E.U.A.). Na América do Sul, ocorre desde o norte do Brasil até o norte da Argentina, sendo registrada no Brasil nos Estados: AP, PA, RN, PB, PE, BA, ES, MG, RJ, SP, PR, SC e RS, encontrada também nas ilhas Trindade e Abrolhos. Também foi registrada nas ilhas Ascensão e Santa Helena onde, provavelmente, foi introduzida (FERRARA & TAITI 1981; LEMOS DE CASTRO 1985; ARAUJO *et al.* 1996). Ela pode ser encontrada principalmente nas regiões costeiras, sendo menos comum no interior do continente.

Atlantoscia floridana tem uma história nomenclatural problemática, como pode ser visto pelo número de sinônimos (ARAUJO & LEISTIKOW 1999):

Philoscia floridana van Name, 1940.

Chaetophiloscia paulensis Moreira, 1927 (sensu Vandel, 1963).

Ocelloscia floridana comb.n. Schultz & Johnson, 1984.

Atlantoscia alceui Ferrara & Taiti, 1981.

De acordo com LEMOS DE CASTRO (1985) é o representante de Philosciidae predominante nos diferentes habitats em que é encontrada: bromélias, fungos da família Polyporacea, ninhos de formigas, húmus em matas ou capoeiras, paus podres, sob folhas de bananeira ou de coqueiro caídas no chão, sob pedras, cascas de coco e detritos em geral.

No Rio Grande do Sul, *A. floridana* foi registrada em vários municípios, incluindo Porto Alegre e arredores. Concordando com LEMOS DE CASTRO (1985), neste Estado é também uma das espécies mais comuns, incluindo, além de áreas de vegetação nativa, ambientes domésticos e bosques de eucalipto (ARAUJO *et al.* 1996). Ela pode ser facilmente reconhecida através do seu padrão de cor: duas linhas claras paralelas que se estendem ao longo dos epímeros e uma destacada faixa despigmentada em forma de “U” invertido na cabeça. O dimorfismo sexual encontra-se, como nos demais isópodos terrestres, nos dois primeiros pares de pleópodos, os quais são alongados nos machos. Os machos apresentam um tamanho máximo em torno de 5mm de comprimento e as fêmeas, em torno de 7mm de comprimento (medidas desde a região frontal do cefalotórax até a ponta do telso).

Apesar de ser uma espécie com uma distribuição geográfica e hábitos bem definidos, não há qualquer investigação a respeito de aspectos de sua ecologia e tampouco de seu desenvolvimento pós-embrionário.

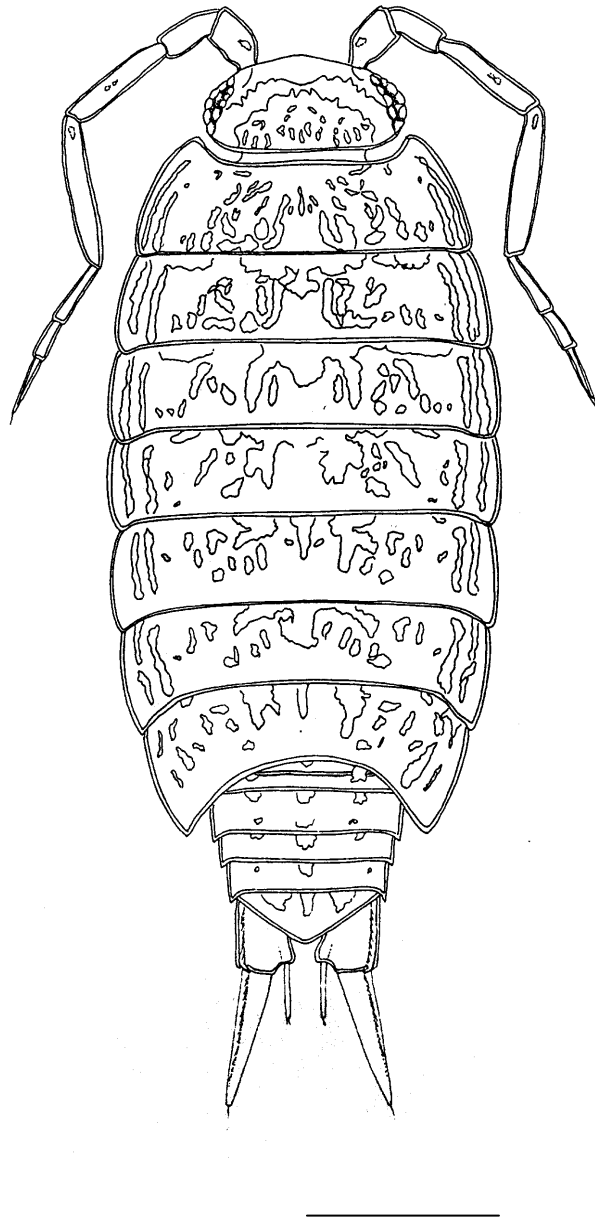


Fig. 1. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940), Macho. Escala: 1mm.

OBJETIVOS

Diante do exposto e considerando a inexistência de informações sobre a biologia de *Atlantoscia floridana*, propõe-se o desenvolvimento desta pesquisa com os seguintes objetivos, os quais podem ser divididos em dois conjuntos:

Desenvolvimento pós-marsupial

- 1- Conhecer as fases de manca até adulto.
- 2- Identificar, através das mudas, fase jovem de machos e de fêmeas (início do desenvolvimento de caracteres sexuais externos) e identificar machos e fêmeas adultos (maturidade sexual).
- 3 - Definir o tempo médio entre uma muda e outra observando as mudas até a fase adulta.
- 4 - Relacionar as mudas/fases com o tamanho.

Ecologia populacional

- 1 - Calcular a curva de crescimento da espécie
- 2 – Caracterizar o ciclo reprodutivo
- 3 - Identificar o padrão de reprodução: se semelparidade ou iteroparidade
- 4 - Estimar a fecundidade
- 5 - Estimar a proporção sexual
- 6 - Estimar a densidade populacional para a área estudada

CAPÍTULO 2

MATERIAL E MÉTODOS

- **A área de estudo**
- **As amostragens**
- **A manutenção dos animais em
laboratório**

A ÁREA DE ESTUDO

Tanto para o estudo do desenvolvimento pós-embrionário quanto para o estudo de aspectos da ecologia de *Atlantoscia floridana*, os animais foram coletados na Reserva Biológica do Lami (RBL), Porto Alegre, Rio Grande do Sul (Fig. 2), onde ocorrem em grande quantidade.

A partir de amostras realizadas durante um projeto piloto, estabeleceu-se a área dentro da Reserva onde foi desenvolvido o trabalho. Os resultados mostraram que a espécie é mais abundante na área de mata, especialmente aquela próxima ao início da trilha que leva a vários pontos da reserva. Assim, neste local foram realizadas as amostragens que constituíram a base de dados desta tese. Além disso, informações relevantes sobre a área escolhida são apresentadas abaixo e foram decisivas na confirmação da escolha do local de trabalho.

A Reserva Biológica do Lami constitui uma unidade de conservação do Município de Porto Alegre (30°,15'S 51°05'W), criada, principalmente, para preservar espécies ameaçadas de extinção, como é o caso da gimnosperma *Ephedra tweediana* Fish & C.A. May, uma planta primitiva que encontra o limite norte da sua distribuição na região de Porto Alegre. Ela é hoje rara devido à destruição dos ambientes naturais em que se desenvolve. Espécies animais também ameaçadas de extinção (MARQUES *et al* 2002) podem ser encontradas na RBL: a lontra, *Lontra longicaudis* (Olfers, 1818) e o bugio-ruivo, *Alouata guariba* Cabrera, 1940 (PORTO ALEGRE 1985 *apud* PRINTES 2002).

A Reserva, como unidade de conservação, foi criada em 31 de dezembro de 1975, contando originalmente com 77,3 hectares. Em 13 de dezembro de 1977, foram acrescentados 21 hectares às margens do Arroio Lami, considerados de utilidade pública. Recentemente, em 26/05/2002 foram anexados 102 hectares correspondentes à

Ponta do Cego, área que inclui banhados e um morro que representa a paisagem natural da vida nas margens do Lago Guaíba (MEIRA & PORTO 1998).

A reserva situa-se nas terras baixas formadas por terraços lacustres e cordões arenosos que se alternam com zonas mais deprimidas formando uma variedade de ambientes com diferentes formações vegetais. A RBL insere-se, geologicamente, em terrenos sedimentares recentes, originários de eventos transgressivos-regressivos durante as variações do nível do mar durante o Período Quaternário. Nas áreas mais deprimidas encontram-se os banhados e nas áreas mais elevadas dos cordões arenosos, paralelos à linha da praia, encontram-se campos e matas de restinga. Como consequência da dinâmica desses ambientes, a Reserva possui uma grande diversidade de fauna e flora (MEIRA & PORTO 1998).

Dados importantes podem ser extraídos a partir do zoneamento ambiental da Reserva apresentado por MEIRA & PORTO (1998) e que interessam particularmente a este estudo. As amplitudes topoclimáticas realizadas com duração de 24 horas nas diferentes estações do ano, registraram a temperatura e umidade relativa do ar, a intensidade luminosa, a velocidade instantânea do vento, a evaporação e a temperatura do solo a 5, 10 e 20 cm de profundidade em três zonas distintas: banhado, com amplitude intermediária, zona de areia, com amplitude máxima e zona da mata, com amplitude mínima. Estas categorias são intercaladas com a estrutura da vegetação integrando o mapa de zoneamento ambiental. A qualidade de conservação ou valor ambiental identificados para os ambientes foram categorizados de I a IV: (I) área de boa qualidade ambiental pela proximidade das condições ambientais originais, com pouca ação humana; (II) locais que sofreram alterações no processo da formação da paisagem, estando, contudo, em fase de estabilização; (III) ambientes em que ocorrem práticas agrícolas e (IV) locais em que ocorreram modificações como extração de areia

ou foram introduzidas espécies exóticas ou, ainda, locais próximos a áreas urbanas. A área escolhida para o desenvolvimento deste projeto enquadra-se na categoria (I). A cobertura vegetal deste local é do tipo “Floresta” e apresenta cobertura contínua e altura que varia de cinco a dez metros, troncos e galhos cobertos por orquídeas e bromélias. Ocorrem, ainda, cactáceas arborescentes e a *E. tweediana*. No solo da mata, encontram-se gramíneas e ervas em distribuição esparsa, sendo que a variação de temperatura na superfície do solo é mínima quando comparada à das áreas com solo descoberto.

No Plano de Manejo da Reserva (PRINTES 2002), a área de estudo é considerada Zona Primitiva ou de Transição e se caracteriza por ter sofrido pequena ou mínima intervenção humana. Ela contém espécies da flora e da fauna ou fenômenos naturais de grande valor científico.

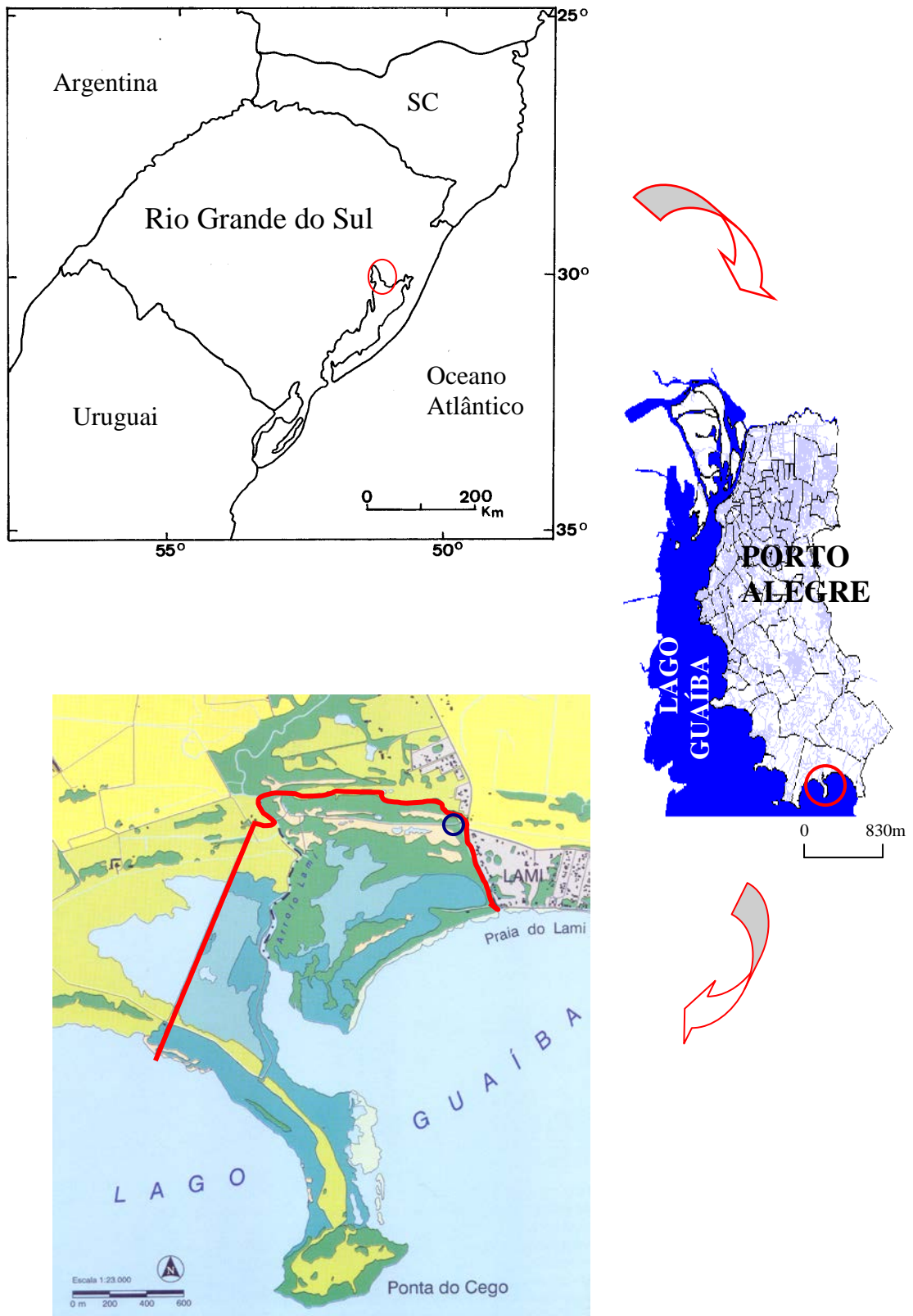


Fig. 2. Localização (**○**) e limites(**—**)da Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, RS; (**○**) área de estudo. Mapa da RBL: MEIRA & PORTO (1998).

AS AMOSTRAGENS

A área de estudo, no início da trilha (Figs. 2, 4), próxima à Casa Verde, foi demarcada com as seguintes dimensões: 66 x 12m. As amostragens foram realizadas de abril/2000 a outubro/2001. Para a manutenção da aleatoriedade dos dados, as amostragens foram realizadas mensalmente, em 11 pontos, obedecendo-se a seguinte estratégia: a área foi dividida para frente em intervalos de seis em seis metros e seis metros em cada lado da trilha (Fig. 3). O sorteio dos pontos foi feito com auxílio de um dado, tanto para frente quanto para o lado. Por exemplo, no ponto um, o número cinco significa cinco metros para frente; número dois significa dois metros para o lado (Fig. 3). Foi feito um sorteio inicial para a decisão do lado a ser amostrado primeiro, se esquerda ou direita; a partir deste, os outros foram conduzidos alternadamente. Conhecido o ponto de amostragem, era colocado o amostrador, um aro de ferro com 30cm de diâmetro (Fig. 5) e retirada a serapilheira e a superfície do solo, com o cuidado de capturar todos os animais que se encontravam no interior do círculo. Em cada ponto amostrado foram obtidas informações a respeito da umidade e temperatura da serapilheira e da superfície do solo, utilizando-se, para isto, um termohigrômetro e um termômetro, os quais podem ser observados na figura 4, juntamente com outros materiais utilizados em campo. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos (Fig. 6) e transportadas ao laboratório para a coleta manual dos espécimes (Fig. 7). Após, elas eram colocadas no funil de Berlese (Fig. 8) por, pelo menos, 72 horas para a extração dos animais restantes. Os animais foram fixados em álcool 70%, sexados e medidos, sendo a largura do cefalotórax a medida utilizada neste trabalho.

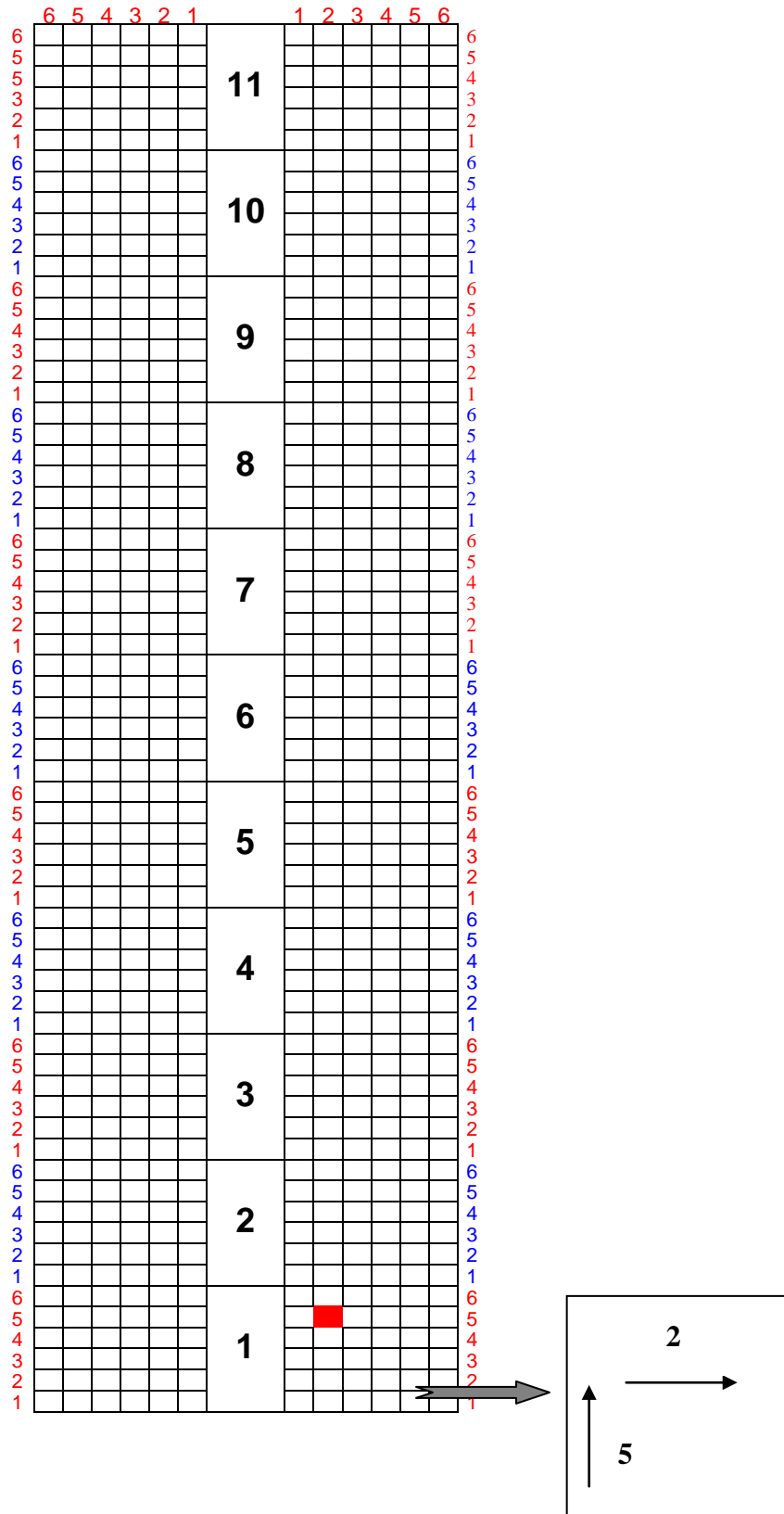


Fig. 3. Esquema da área de estudo com a divisão dos pontos de 1 a 11 com exemplo do sorteio da área de amostragem no ponto 1 (para explicações, ver texto na página 29).



Figs. 4-8. Amostragem e tratamento das amostras. (4) Início da trilha e material utilizado durante as amostragens; (5) amostrador; (6) acondicionamento das amostras ao longo da trilha; (7) triagem das amostras em laboratório; (8) extração dos animais através do Funil de Berlese.

A MANUTENÇÃO DOS ANIMAIS EM LABORATÓRIO

Nas ocasiões de amostragens, fêmeas ovígeras foram coletadas e transportadas ao laboratório. Após o nascimento (Fig. 9) os filhotes (mancas) foram isolados em potes plásticos (Figs. 10 e 11) e mantidos em uma câmara de cultivo com temperatura de 20°C (Fig. 12). O detalhamento das condições de cultivo pode ser visto no capítulo 3. As sucessivas mudas foram acompanhadas através de observações diárias. Ao longo do desenvolvimento, indivíduos foram removidos do cultivo e fixados em álcool 70% para fins de descrição morfológica. As fêmeas ovígeras foram mantidas isoladas em cultivo após o nascimento das mancas, nas mesmas condições.



Figs. 9-12. Manutenção dos animais em laboratório. (9) fêmea de *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) com mancás; (10, 11) potes de cultivo; (12) câmara de cultivo.

CAPÍTULO 3

**Postmarsupial development of
Atlantoscia floridana (van Name, 1940)
(Crustacea, Isopoda, Oniscidea):
the manca stages**

Postmarsupial development of Atlantoscia floridana (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the manca stages

PAULA BEATRIZ ARAUJO¹, MINNELISE MARTINS AUGUSTO and GEORGINA BOND-BUCKUP

- Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9.500 prédio 43435, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil

Telephone: +55-51-33167709

Fax: +55-51-33167696

e-mail: pbaraujo@portoweb.com.br

Running Title: The manca stages of Atlantoscia floridana

1- Corresponding author

ARTIGO ACEITO: JOURNAL OF NATURAL HISTORY

In this paper we describe the postmarsupial development of the manca stages of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Ovigerous females were collected in Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, RS, Brazil and separately reared in small containers at 20° C ($\pm 1^\circ$ C). After birth each newborn (manca I) was reared separately in order to observe the subsequent moults. In a period of about 12 hours the animals underwent the first moult. The manca II stage lasts 9.16 ± 1.57 days while manca III takes up a period of 9.96 ± 1.05 days. Growth was observed through measurements of cephalothorax width. The three manca stages are described, illustrated, and compared with the adults. The main distinguishing characteristics among mancas I, II and III are presented as well as the b/c and d/c coordinates of the noduli laterales.

Key words: Isopoda, Oniscidea, *Atlantoscia floridana*, postmarsupial development, manca stages

Introduction

Like the other Peracarida, terrestrial isopods show direct development, involving an intramarsupial and a postmarsupial phase (Holdich *et al.*, 1984). During the embryonic phase the individuals are nourished by a maternal fluid, which is released in the marsupium (Hoese and Janssen, 1989). Among the adaptive strategies of the isopods to tolerate the terrestrial environment, direct development was certainly of capital importance, reducing physiological stress and consequently increasing survival during the early stages of embryonic development. According to Hoese (1984), the great success achieved by isopods can only be understood in the light of the importance of the marsupium, functioning as a micro-aquarium that allows embryonic development to occur without an external water source. By the time of birth the individuals crawl out of the marsupium without moulting to become the first postmarsupial mancas; these stages are called mancas instead of larvae since they have direct development (Holdich *et al.*, 1984).

There are a few studies on the postmarsupial development of the terrestrial isopods (Verhoeff, 1920; Heeley, 1941; Vandel, 1943; Matsakis, 1955; Haddad, 1982; Kacem-Lachkar, 1997). Overall, at birth the young look similar to adults, differing in the absence of the seventh pair of pereopods and in the secondary sexual characters, which appear after subsequent moults.

The species *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) occurs from the southern USA (Florida) to the north of Argentina. In Brazil, it has been found in nearly all coastal States, being one of the most common representatives of the “Philosciidae” (Araujo *et al.*, 1996). Recently, it has been redescribed by Araujo and Leistikow (1999)

and the phylogenetic position of the genus proposed by Leistikow (2001). This paper aims to describe the early stages of the postmarsupial development, diagnosing the main morphological characters and allowing easy identification.

Material and methods

Females of A. floridana were collected during the years 1999 and 2000 from the Lami Biological Reservation (Reserva Biológica do Lami), Porto Alegre (30°15'S 51°05'W), RS, Brazil. In the laboratory they were individualised in plastic pots (6 cm high to 6 cm wide) and kept at a constant temperature of 20° C ± 1°C with the photoperiod set to natural durations, for example: 10h:14 h (light:darkness) during winter and 12h:12h during summer. To the pot were added a damp piece of filter paper and a bit of cotton to create a humidity gradient. Decaying leaves taken from the sampled area were provided as food. Adult faeces were also added since they make up an important part of the diet at the beginning of development (Helden and Hassall, 1998). The microorganisms thus ingested balance the pH of the gut and can be important sources of nutrients (Zimmer and Topp, 1998).

After birth the postmarsupial mancas were isolated and their successive moults followed. The animals were observed daily so as to identify the periods of moulting and the exuviation. Representative examples of each stage were taken from the rearing for description and measurement of the cephalothorax, done with the aid of a Zeiss Stemi V8 stereomicroscope. The cephalothorax width was taken as an indicator of size (Sutton, 1968). The measurement refers to the largest width with the body in dorsal view on a horizontal plane, at eyes level (Sunderland et al., 1976). The manca stages were described using general and appendages characters, as well as measurements of

the noduli laterales sensu Vandel (1962). To establish comparisons between the manca and adult morphology, we used the A. floridana redescription of Araujo and Leistikow (1999). Illustrations were done with a camera lucida. The manca stages were labelled manca I (M I), manca II (M II) and manca III (M III).

Results

Manca I

(figures 1-19, 45)

Colour. At birth the individuals are practically lacking pigmentation (figure 1). There are small chestnut spots on the cephalothorax, distributed in an inverted-U shape that is characteristic of the species. In the pereionites, the pigmentation is concentrated on the lateral margins, with sparse pigmentation on the middle. The pleon, telson and uropods also have sparse darker patches. The unpigmented appearance is further accentuated by the absence of food in the gut.

Cephalothorax. Compound eyes with five ommatidia.

Pereion. Tegument smooth with scattered tricorn-like setae, coxal plates I to IV with the posterior lateral margin round, V and VI pointed, without gland pores. Noduli laterales conspicuous; coordinates b/c, d/c as in figure 45; nodulus lateralis of coxal plate IV more dorsally than the others. Pereionite VII feebly developed without coxal plates; nodulus lateralis VII lacking.

Pleon. Pleonites 3 to 5 with small neopleurae.

Appendages. Antennula: tri-articulate; distal article cone-shaped with only two apical aesthetascs (figure 2). Antenna: flagellum bi-articulate, as long as peduncular article 5, proximal article the largest, apical organ almost the same length as distal article,

peduncular articles with sparse tricorn-like setae (figure 3). Mandible: molar penicil with several branches on both mandibles; left mandible with two penicils and right mandible with one penicil and a plumose seta (figures 4 and 5). Maxillula: lateral endite with 4+5 teeth, (four cleft, one trifold), few lateral setae (figure 6); endite with two penicils, lacking apical point. Maxilla: medial lobe prominent, less than half of the breadth of lateral lobe, with fine setae and five cusps, lateral lobe marginally rounded (figure 7).

Maxilliped: no tricorn-like setae, palp with apical setal tuft, inner setal set with long and short setae, medial tuft with four setae, endite with two prominent tooth on the medial distal margin (figure 8). Pereiopods: carpus 1 without developed antennal-grooming brush; seta with serrate double fringed apex present (figure 9). Dactyl with unguis seta and dactylar seta with knob-like apex (figure 15). All pereiopods with few setae (figures 10-14). Pereiopod 7 absent. Pleopods: pleopod 1 lacking; exopods 2-5 rectangular, bearing one seta (figures 17-19). Uropod: exopod inserting distally of endopod.

Manca II

(Figures 20-34)

Colour. Stronger coloration but not as much as in the adult. Pereiopods and pleopods with weak pigmentation (figure 20).

Cephalothorax. Compound eyes with five ommatidia.

Pereion. With gland pores. Pereionite VII with less than half the length of pereionite VI, with slightly developed coxal plates. Noduli laterals as M I.

Pleon. Like Manca I.

Appendages. Antennula: with one aesthetasc on the medial margin and two apical (figure 21). Antenna: flagellum bi-articulate, as long as the peduncular article 5, distal article the largest, apical organ half the length of distal article, peduncular articles with sparse tricorn-like setae (figure 22). Mouthparts like adult. Pereiopods: carpus 1 with the beginning of development of antennal-grooming brush, with hyaline scales distally, pereiopods with setal tufts on latero-distal edge of carpus (figure 24). Pereiopods with setal tuft on latero-distal margin of carpus (figures 25-29). Beginning of development of pereiopod 7, which is found ventrally folded under the sixth and seventh pereionites (figure 23); it is not possible to discern all articles (figure 30). Pleopods: pleopod 1: only protopodite present; exopods 2-5 rectangular, slightly pointed, bearing one seta with the exception of pleopod 5 that bears two setae (figures 31-34).

Manca III

(Figures 35-45)

Colour. Chestnut, like adult, with a dark brown band on the coxal plates bordered by light areas not well defined (figure 35).

Cephalothorax. Compound eyes with six to seven ommatidia.

Pereion. With gland pores. Nodus lateralis of pereionite VII present. Pereionite VII with half the length of pereionite VI, with small coxal plates.

Pleon. Like adult.

Appendages. Antennula: with two aesthetascs on medial margin and two apical (figure 36).

Antenna: flagellum tri-articulate, as long as peduncular article 5; distal article the largest, apical organ half the length of distal article (figure 37). Mouthparts like adult.

Pereiopods: like Manca II, including pereopod 1 (figure 38). Pereopod 7 more developed, found folded ventrally under the sixth and seventh pereionites (figure 39); all articles are distinct (figure 40).

Pleopods: pleopod 1: only protopodite present; exopods 2-5 rectangular, slightly pointed, bearing one seta with the exception of pleopod 4 and 5 that bears two setae (figures 41-44).

Table I shows a summary of the main distinguishing characteristics of the manca stages.

Table II presents the data on cephalothorax width and duration of each manca stage. The width of the cephalothorax in the manca stages varies from 0.4 mm to 0.56 mm. There is an overlap of sizes among all the three stages as in figure 46, even though the amplitude is 0.06 in all of them. The intermoult period is similar in M II and M III stages. The minimum intermoult time for M II and III is 6 (n=1) and 8 (n=3) days respectively and the maximum time is 12 days for both (n=3 for M II and n=1 for M III).

Discussion

According to Matsakis (1955) the marsupial manca hatches inside the marsupium and spends an important part of its existence there, in what Hoese and Janssen (1989) classify as hatched young. All their reserves come from what is eaten when hatched since they feed and drink within the marsupium (Hoese and Janssen, 1989). Free life begins only in the final stage, when they attain postmarsupial manca status. Sternal calcium deposits are a clear indication of the premoult stage (Zidar et al.,

1998). In manca I they can be seen when they are still inside the marsupium. In A. floridana, moulting occurs in the same day as birth, being complete in approximately 12 hours. As it actually represents the final stage of the intramarsupial manca they are very close to moulting, and therefore do not feed, a fact observed in the lack of food inside the gut. For other species, the duration of this stage does not exceed 24 hours either (Heeley, 1941; Haddad, 1982). A period between 24 and 48 hours was observed for Hemilepistus reaumuri (Audouin and Savigny, 1826) a species studied by Kacem-Lachkar (1997) in Tunisia.

Before the moult the animals are little active and during the moult they do not walk, the only movement being that to get free of the exuvia. As in other isopods, the moult is biphasic. First there is a moulting of the posterior part of the body (from pleonite V on), which is eliminated through movements of elongation and contraction towards this posterior part. These movements continuous through the ecdysis process and for some time after. When the exuvia is freed, it begins to be ingested. Then, it is possible to observe that the posterior part of the body is wider and the anterior gut is filled with the ingested exuvia. After a couple of hours the animals undergo moulting of the anterior part. The elongation and contraction movements concentrate on the anterior region of the body. After exuviation the anterior pereopods are found facing front, under the cephalothorax, still attached by the lubricating liquid of the moult (Heeley, 1941). The animals do not move until the pereopods are hardened and can be used to walk. The liberation of the anterior exuvia seems to be more difficult than the posterior one. Several cases of death were observed during the final phase of the process, when the exuvia collapses with the body wall and the animal cannot separate from it, resulting in decease. Once moulting is successfully finished, the anterior exuvia is also ingested, again with its presence detected in the gut by

transparency. The posterior and the anterior moults were achieved in a period not exceeding fifteen minutes each. With moulting ended, the individuals started feeding normally.

Even when the moment the moult is happening cannot be observed, it is still possible to recognise the process by the presence of the exuvia in the gut. The anterior and posterior moults can also be distinguished by observing the contour of the body or examining the articles of the flagellum of antenna I. The antennae in M II differ from M I, since there is an inversion of the relative size of these articles: in M I, the proximal article is longer than the distal one, and in M II it is shorter, a fact already observed by Verhoeff (1920) and Matsakis (1955).

The M II can be identified by the presence of a more developed seventh pleonite, not involved by the coxal plates of pereionite VI and with the beginning of the formation of its own coxal plates. Differently from M I, the pigmentation is stronger and the gut is full. Also, the seventh pair of pereiopods appears, still in a rudimentary form (figures. 23, 30 and table II).

In M II the calcium plates were observed after half the period of the intermoult. Another indication of the moult is the interruption of feeding, which can be observed by the absence of food in the digestive tube. This starts approximately one day before the moult. The moult process is similar to that of the M I.

In M III the body pigmentation becomes richer, nearing the adult pattern. The coxal plates of pereionite VII are more developed than in M II, having a lateral nodule on each side. The seventh pair of pereiopods is in progressive process of developing, although it is not yet functional, since it is still folded ventrally. The eyes have one or more ommatidia more than in M II (tab. II).

Most of the species studied have three manca stages (Verhoeff, 1920; Heeley, 1941, Matsakis, 1955; Haddad, 1982). However, Trichoniscus pusillus Brandt, 1833 develops the seventh pair of pereopods only after the fifth moult, which corresponds to manca V (Heeley, 1941). Another species that presents a larger number of manca stages is H. reaumuri, in which the seventh pair of pereopods becomes functional after the third moult (Kacem-Lachkar, 1997).

There are many similarities between manca I and the adults. The mouthparts, particularly the mandibles, maxillulas and maxillipeds already show the adult pattern. The maxilla differs only in the contour of the lateral lobe, in the septation and in the distribution pattern of the cusps. The noduli laterales also have a distribution similar to the species pattern. The more dorsal position of the lateral nodule of the coxal plate IV is already evident in this first postmarsupial stage (fig. 46). In the pereopods, in spite of the reduced number of setae, they are similar to that of the adults, presenting a seta with serrate double-fringed apex of the carpus I, and the dactylar seta with knob-like apex. The similarity of certain morphological structures allows inference that soon after the first moult, the young individuals would be prepared for the same conditions as faced by the adults. Regarding feeding, at least in terms of mouthpart morphology they are able to consume the same kind of food as the adults. Cleaning of the antennae is also possible, even though the comb-like structure is weakly developed. When the role of the noduli laterales is discovered, it may be possible to understand the consequences of their pattern being so well developed in M I.

If on one hand certain structures do not change much through development, others are weakly developed at birth. The antennula is still very rudimentary and develops very little between the M I and the M III. However, it already

shows clearly the two apical aesthetascs, with the medial ones appearing gradually with the moults.

The secondary sexual dimorphism cannot be observed in the M III, since the pleopods maintain the same pattern from the M I and the pleopod 1 has still not developed, only the protopodite. Nevertheless, the internal sexual differentiation of the reproductive organs begins before the appearance of the external sexual characters (Katakura, 1984).

The intermoult period in M II and M III of A. floridana is shorter than the average time for the species studied by Heeley (1941) in England. With the exception of Armadillidium vulgare (Latreille, 1804), in which the second moult occurs at 22 days, in the other species, T. pusillus, Porcellio dilatatus Brandt, 1833, Porcellio scaber Latreille, 1804, Oniscus asellus (Linné, 1758) and Philoscia muscorum (Scopoli, 1763) it occurs between 16 and 18 days. The third moult occurs at 41 days on average for A. vulgare and between 25 and 37 days for the other species. On the other hand, the average time of the intermoult of manca II for Atlantoscia floridana is very similar to that of H. reaumuri, the species studied by Kacem-Lachkar (1997).

Following the postmarsupial development of a species can be of great importance in ecological studies, especially at the population level. Once the diagnosis of the non-sexually differentiated forms is possible and certain, we eliminate the possibility of indiscriminately including them alongside males and females. In the case of the mancas, diagnosis is simple, it being enough to observe whether the seventh pair of pereopods is folded ventrally or functional.

For systematic studies, characters can be recognised from the sexually undifferentiated forms with more confidence from manca II on. Among them, the mouthparts, the pattern of distribution of the noduli laterales (for species in which they

occur), the dactyl of the pereopods and, for manca III, the number of articles of the antennal flagellum. The observation of these characters does not exclude the necessary examination of other characters, mostly those related to specific identification. However, the information obtained from the mancas can be enough for identification of higher taxonomic categories (above species).

The rearing of A. floridana in the laboratory was reasonably efficient. The species is easy in maintenance, manipulation and observation, making its laboratory cultivation viable for experimental work or even environmental monitoring, especially for conservation areas.

References

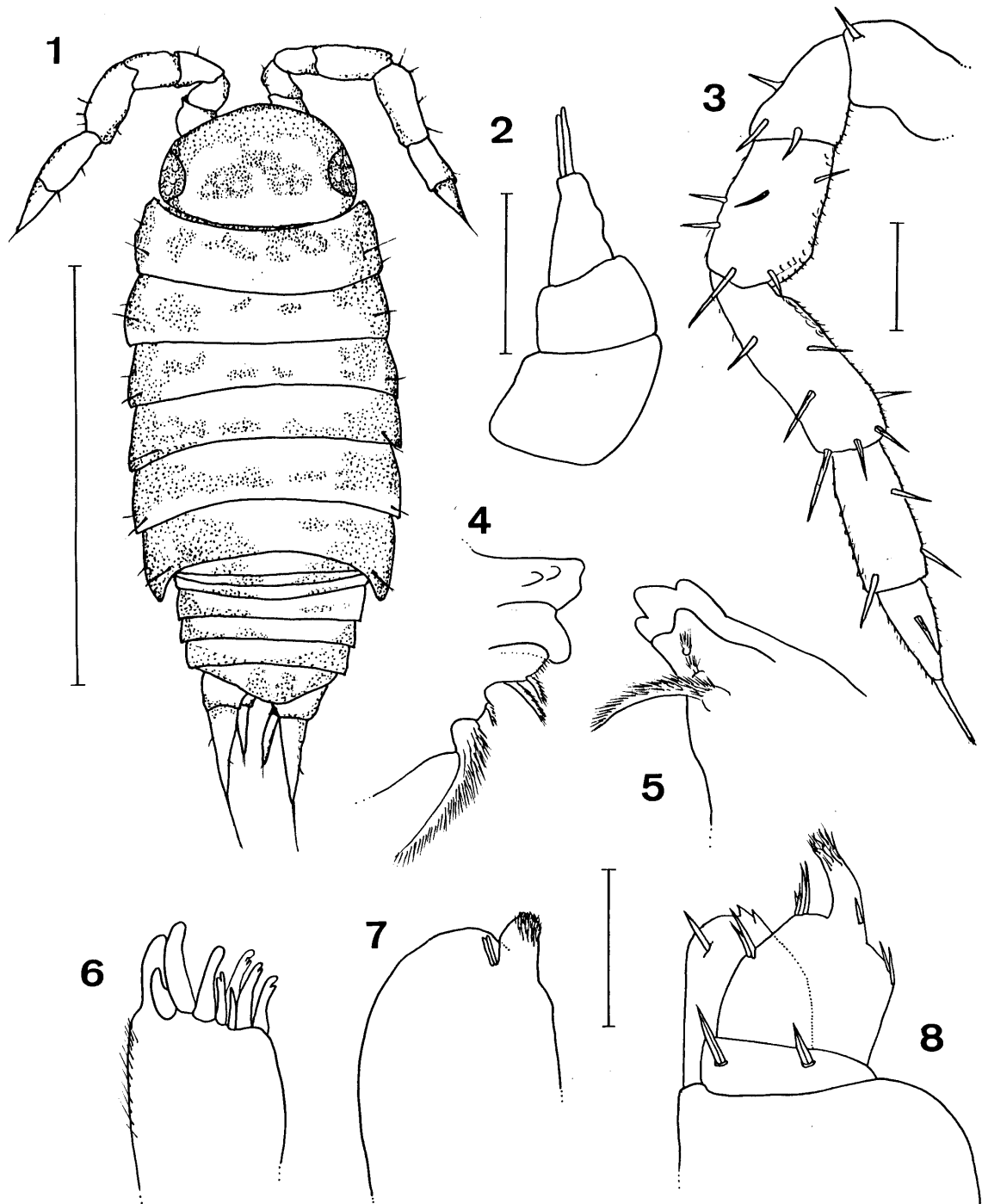
- ARAUJO, P.B., BUCKUP, L. and BOND-BUCKUP, G., 1996, Isópodos terrestres (Crustacea, Oniscidea) de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, Brasil, Iheringia, Sér. Zool., (81), 111-138.
- ARAUJO, P.B. and LEISTIKOW, A., 1999, Philosciids with pleopodal lungs from Brazil, with description of a new species, Contributions to Zoology **68**(2), 109-141.
- LEISTIKOW, A., 2001, Phylogeny and biogeography of South American Crinocheta, traditionally placed in the family “Philosciidae” (Crustacea: Isopoda: Oniscidea), Organisms Diversity and Evolution, **1** Electr. Suppl. 4, 1-85.
- HADDAD, M.A., 1982, Estádios do crescimento pós-marsupial de Balloniscus sellowii Brandt, 1833) (Isopoda, Oniscoidea), Dusenica, **13**(3), 135-143.
- HEELEY, W., 1941, Observations on the life-histories of some terrestrial isopods, Proceedings of the Zoological Society of London, **111**(B), 79-119.

- HELDEN, A.J. and HASSALL, H., 1998, Phenotypic plasticity in growth and development rates of Armadillidium vulgare (Isopoda: Oniscidea), Israel Journal of Zoology, **44**, 379-394
- HOESE, B., 1984, The marsupium in terrestrial isopods, In: SUTTON, S.L. and HOLDICH, D.M., (eds), The biology of terrestrial isopods, Symposium of the Zoological Society of London, **53**, 65-76.
- HOESE, B. and JANSSEN, H.H., 1989, Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods, Monitore Zoologico Italiano, Monografia **4**, 153-173.
- HOLDICH, D.M., LINCOLN, R.J. and ELLIS, J.P., 1984, The biology of terrestrial isopods: terminology and classification, In: SUTTON, S.L. and HOLDICH, D.M. (eds), The biology of terrestrial isopods, Symposium of the Zoological Society of London, **53**, 1-6.
- KACEM-LACHKAR, H., 1997, Étude du développement post-embryonnaire d'Hemilepistus reaumuri (Audouin, 1826) (Isopoda, Oniscidea), Crustaceana, **70**(5), 513-526.
- KATAKURA, Y., 1984, Sex differentiation and androgenic gland hormone in the terrestrial isopod Armadillidium vulgare, In: SUTTON, S.L. and HOLDICH, D.M., (eds), The biology of terrestrial isopods, Symposium of the Zoological Society of London, **53**, 127-142.
- MATSAKIS, J., 1955, Contribution a l'étude du développement postembryonnaire et de la croissance des Oniscoides, Bulletin de la Société Zoologique de la France, **80**, 52-65.

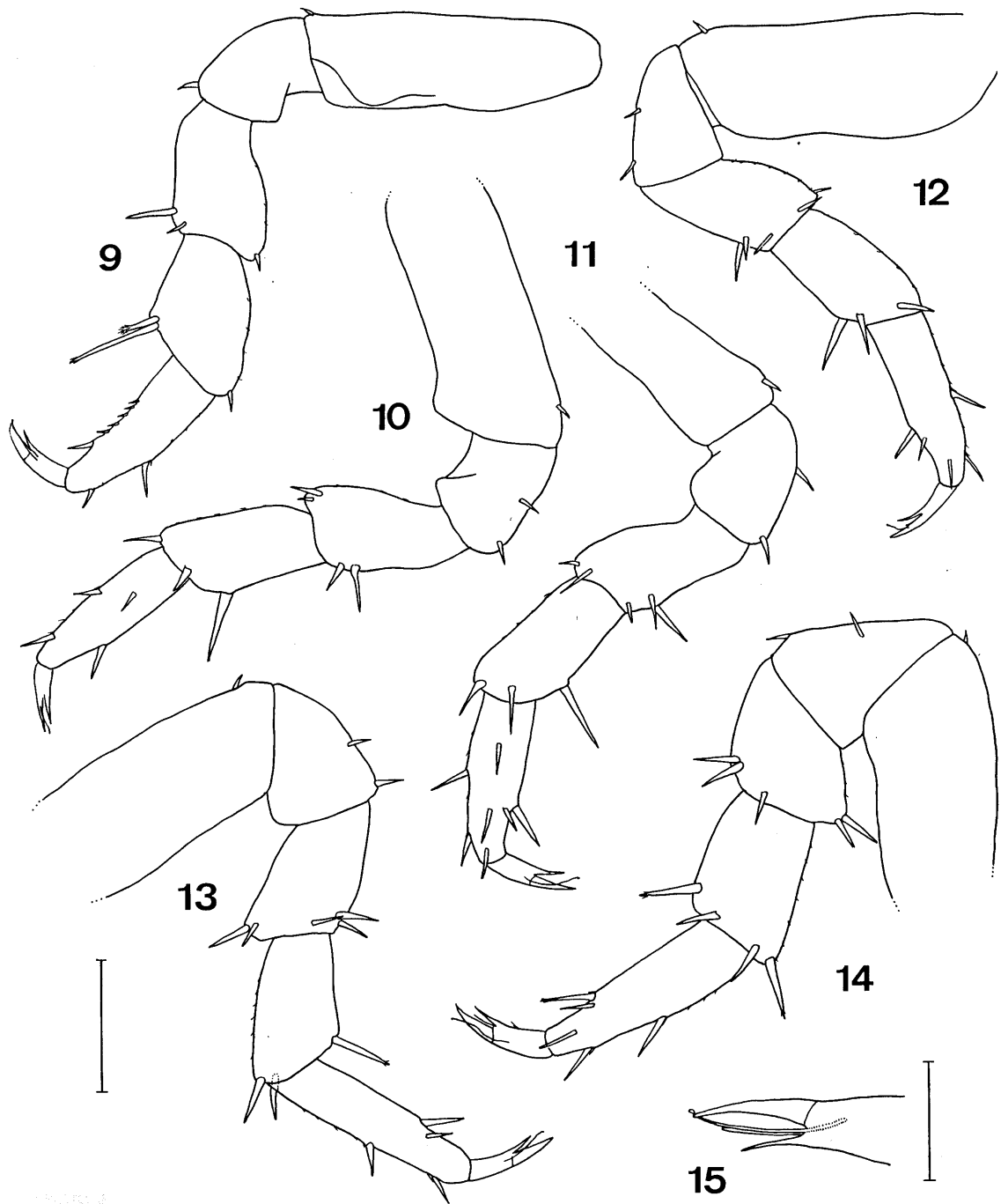
- SUTTON, S.L., 1968, The population dynamics of Trichoniscus pusillus and Philoscia muscorum (Crustacea: Oniscoidea) in limestone grassland, Journal of Animal Ecology, **37**, 425-444.
- SUNDERLAND, K.D., HASSALL, M. and SUTTON, S.L., 1976, The population dynamics of Philoscia muscorum (Crustacea: Oniscoidea) in a dune grassland ecosystem, Journal of Animal Ecology, **45**, 487-506.
- VANDEL, A., 1943, Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoïdes (Isopodes terrestres), Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, (suppl.), **30**,1-36.
- VANDEL, A., 1962, Isopodes terrestres (Deuxième partie) In: Faune de France, P. Lechevalier, Paris, Vol. 66, pp. 417-931.
- VERHOEFF, K.W., 1920, Zur Kenntnis der Larven, des Brutsackes und der Brutten der Oniscoidea, Zoologische Anzeiger, **51**, 169-189.
- ZIDAR, P., DROBNE, D. and STRUS, J., 1998, Determination of moult stages of Porcellio scaber (Isopoda) for routine use, Crustaceana, **72**, 1-9.
- ZIMMER, M. and TOPP, W., 1998, Nutritional biology of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): Copper revisited, Israel Journal of Zoology, **44**, 473- 486.

Acknowledgements

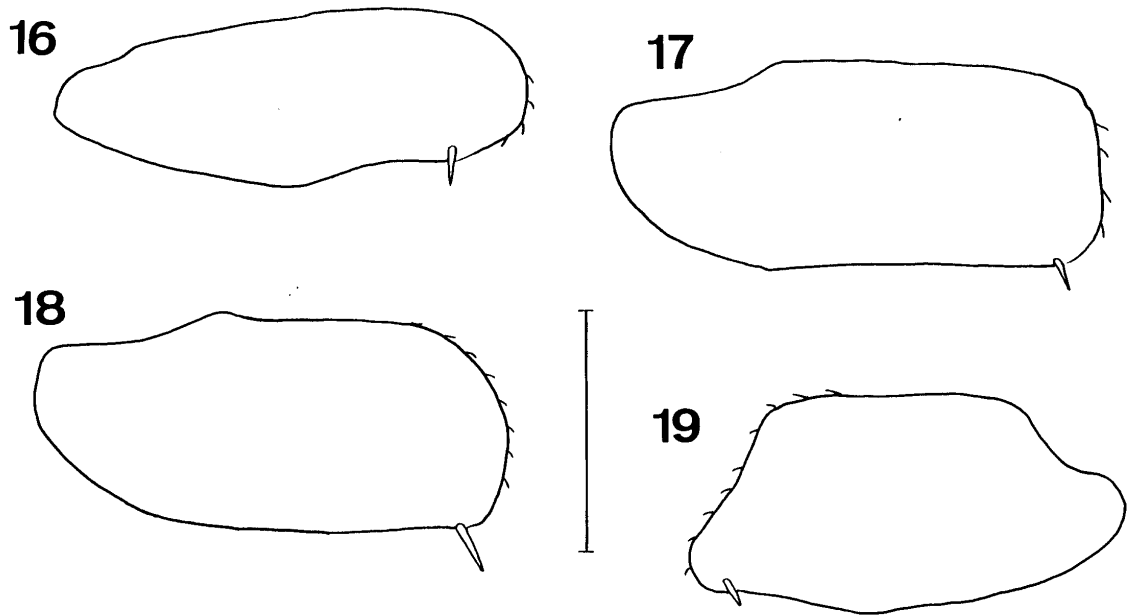
To Secretaria Municipal do Meio Ambiente (SMAM – Porto Alegre), especially MSc. Rodrigo C. Printes for allowing and supporting our research in the Reserva Biológica do Lami, to Professors Helena Romanowski and Jocélia Grazia (Departamento de Zoologia, UFRGS), for the use of the B.O.D. for rearing the animals, to PPG-Biologia Animal and to PROPESQ-UFRGS for the concession of an undergraduate scientific scholarship (BIC). This is contribution No 384, Department of Zoology.



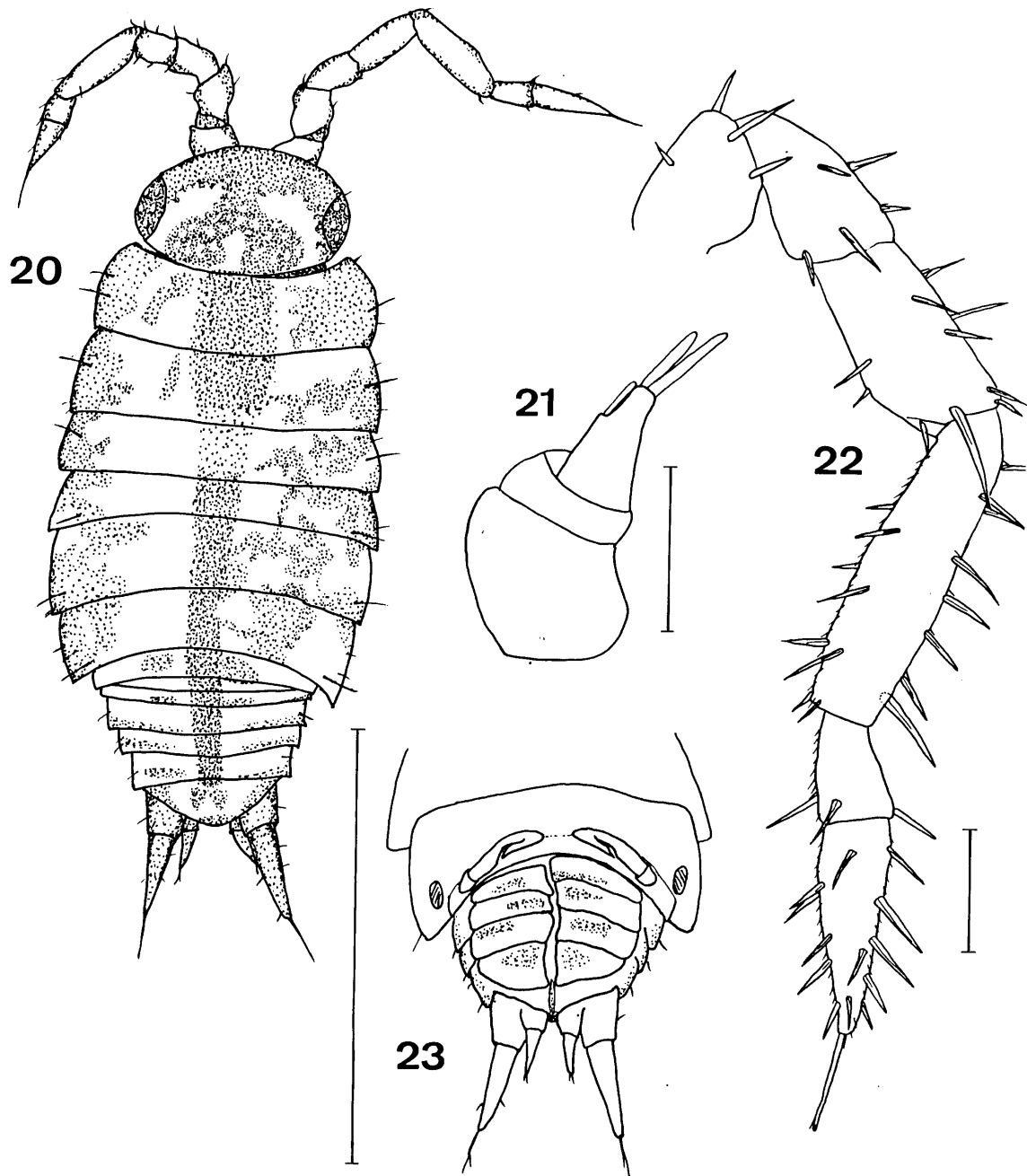
FIGS. 1-8. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) manca I. (1) habitus in dorsal view. (2) antennula. (3) antenna. (4) left mandible. (5) right mandible. (6) maxillula. (7) maxilla. (8) maxilliped. Scales: (1) =1mm; (2, 4-8) = 0,05mm; (3) 0.1mm.



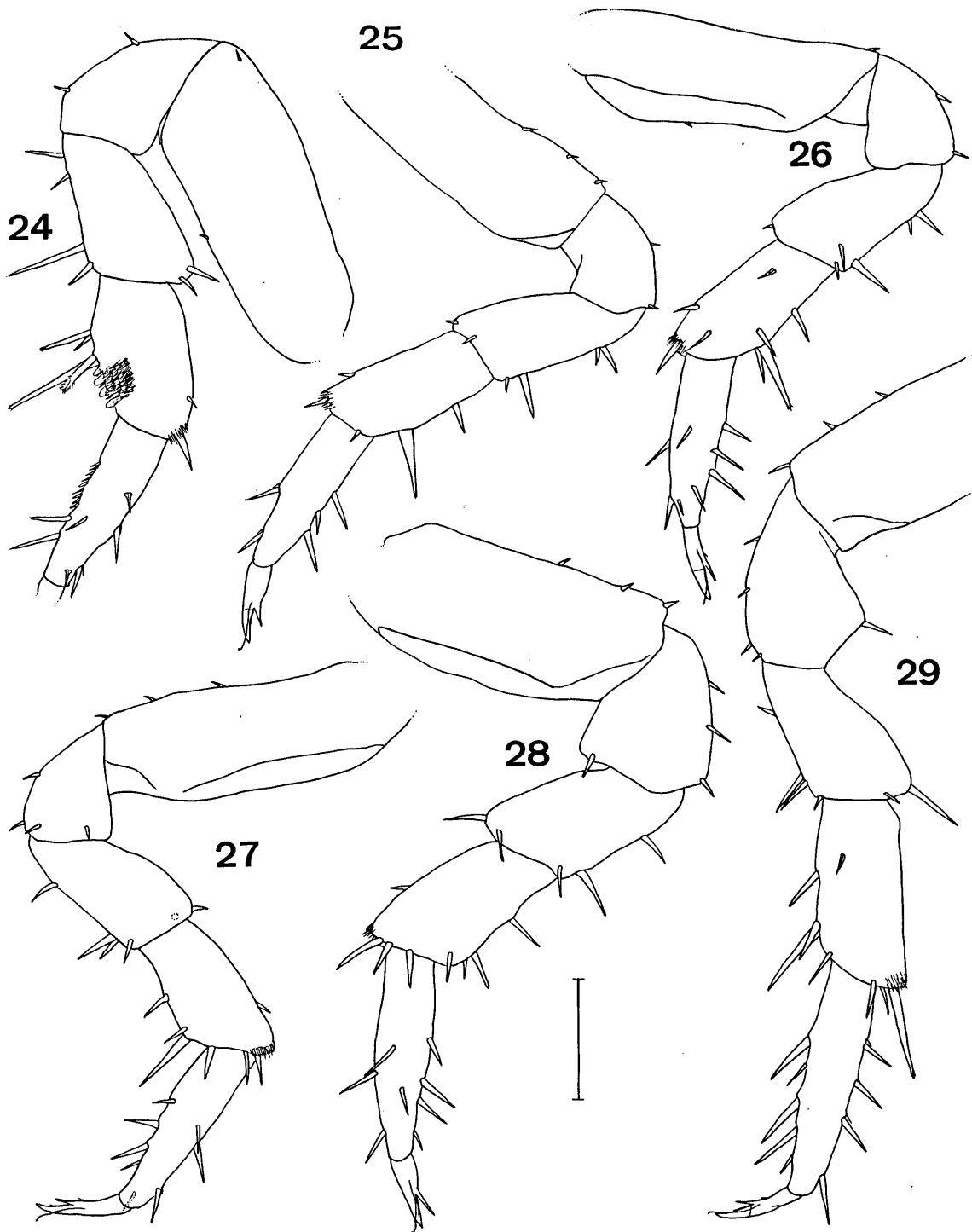
FIGS. 9 - 15. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) manca I. (9) pereopod 1. (10) pereopod 2. (11) pereopod 3. (12) pereopod 4. (13) pereopod 5. (14) pereopod 6. (15) dactylus of pereopod 1. Scales: (1-14) = 1mm; (15) = 0.025mm.



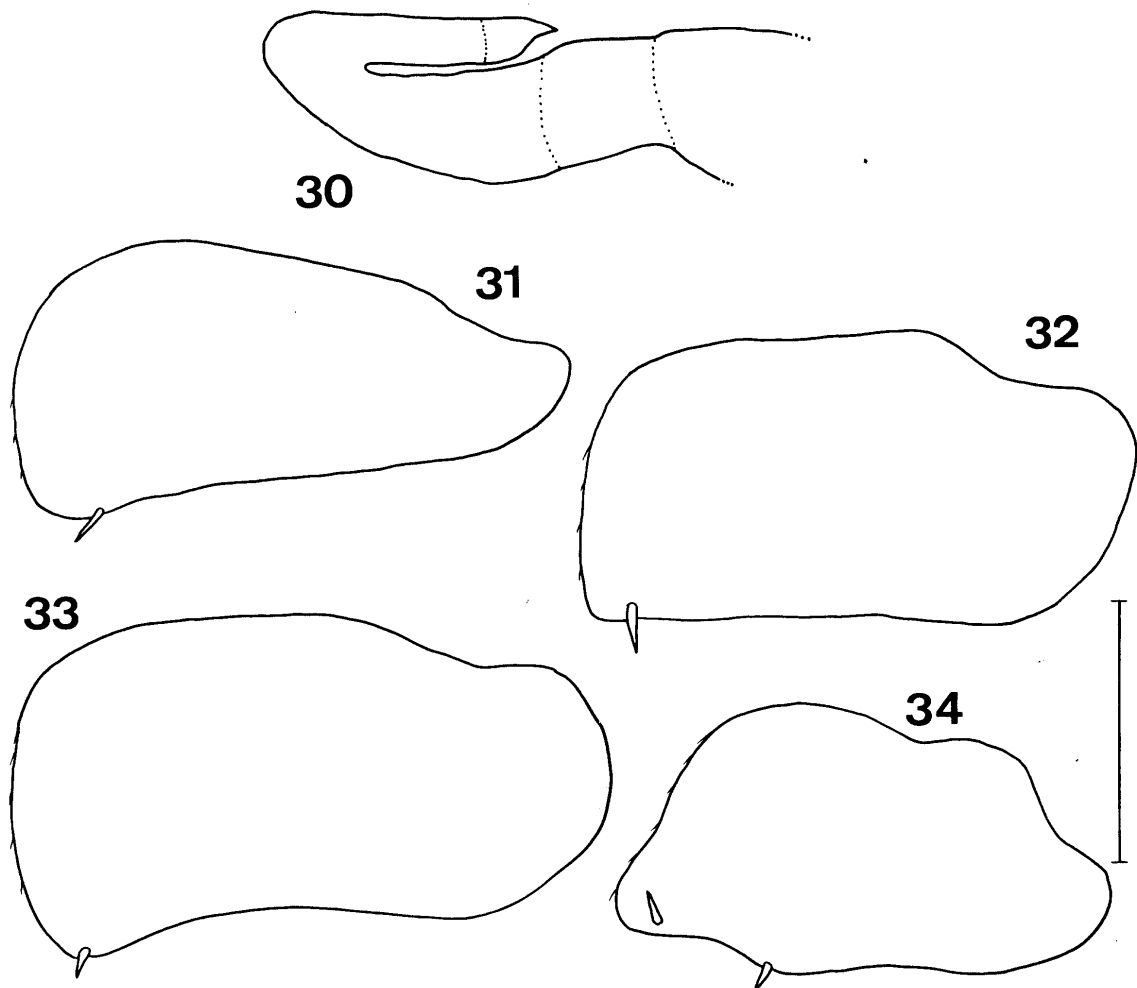
FIGS. 16- 19. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) manca I. (16) pleopod 2. (17) pleopod 3. (18) pleopod 4. (19) pleopod 5. Scale: 0.1mm.



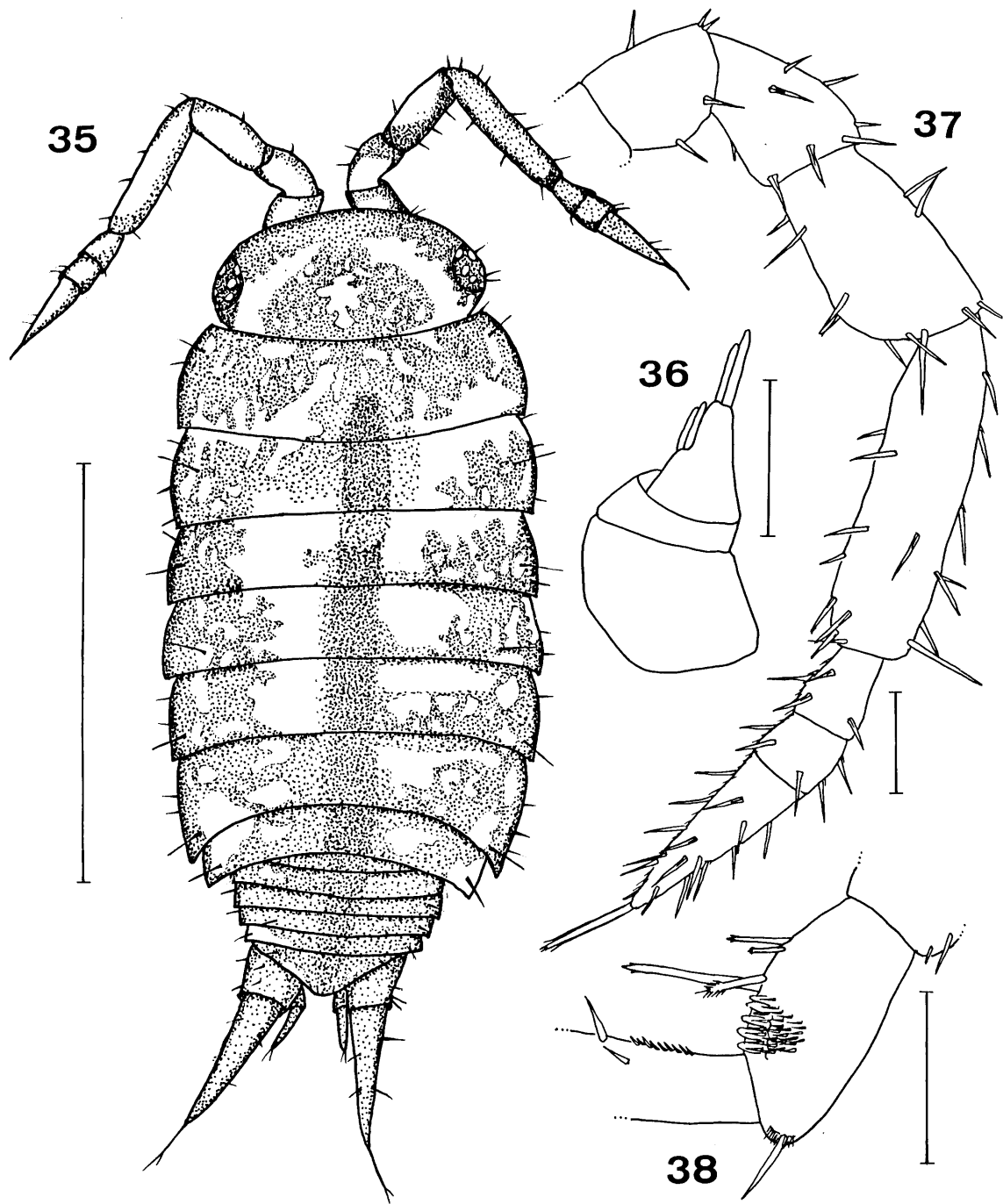
FIGS. 20- 23. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) manca II. (20) habitus in dorsal view. (21) antennula; (22) antenna; (23) last segments of pereon and pleon in ventral view showing pereopod 7. Scales: (20, 23) = 1mm; (21) = 0.05mm; (22) = 0.1mm.



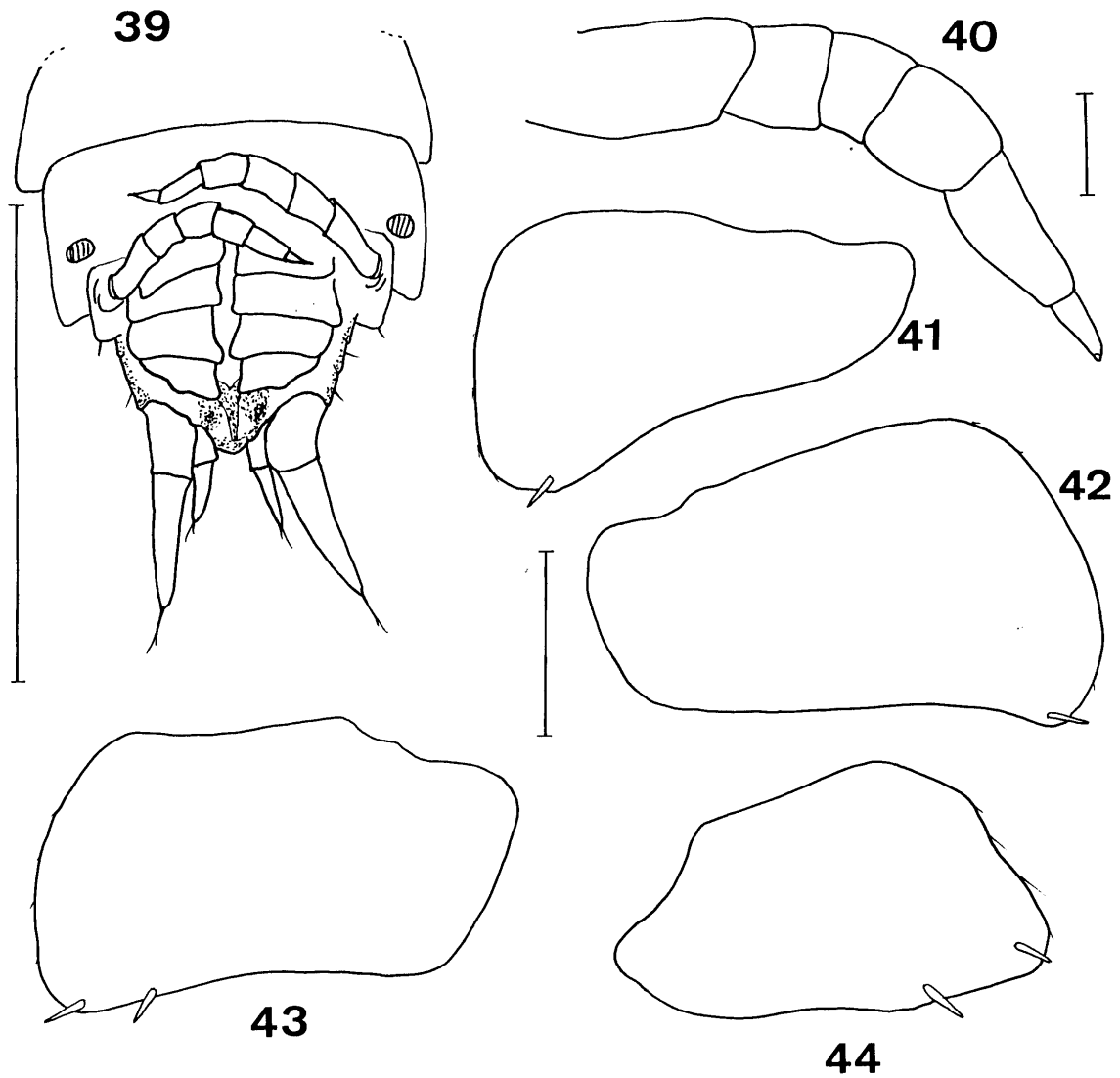
FIGS. 24- 29. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) manca II. (24) pereopod 1. (25) pereopod 2. (26) pereopod 3. (27) pereopod 4. (28) pereopod 5. (29) pereopod 6. Scale = 0.1mm.



FIGS. 30- 34. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) manca II. (30) pereopod 7. (31) pleopod 2. (32) pleopod 3. (33) pleopod 4. (34) pleopod 5. Scale = 0.1mm.



FIGS. 35- 38. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) manca III. (35) habitus in dorsal view. (36) antennula. (37) antenna. (38) carpus of pereopod 1. Scales: (35) = 1mm; (36) = 0.05mm; (37, 38) = 0.1mm



FIGS. 39- 44. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) manca III. (39) last segments of pereion and pleon in ventral view showing pereopod (7). (40) pereopod 7. (41) pleopod 2. (42) pleopod 3. (43) pleopod 4. (44) pleopod 5. Scales: (39) = 1mm; (40-44) = 0.1mm.

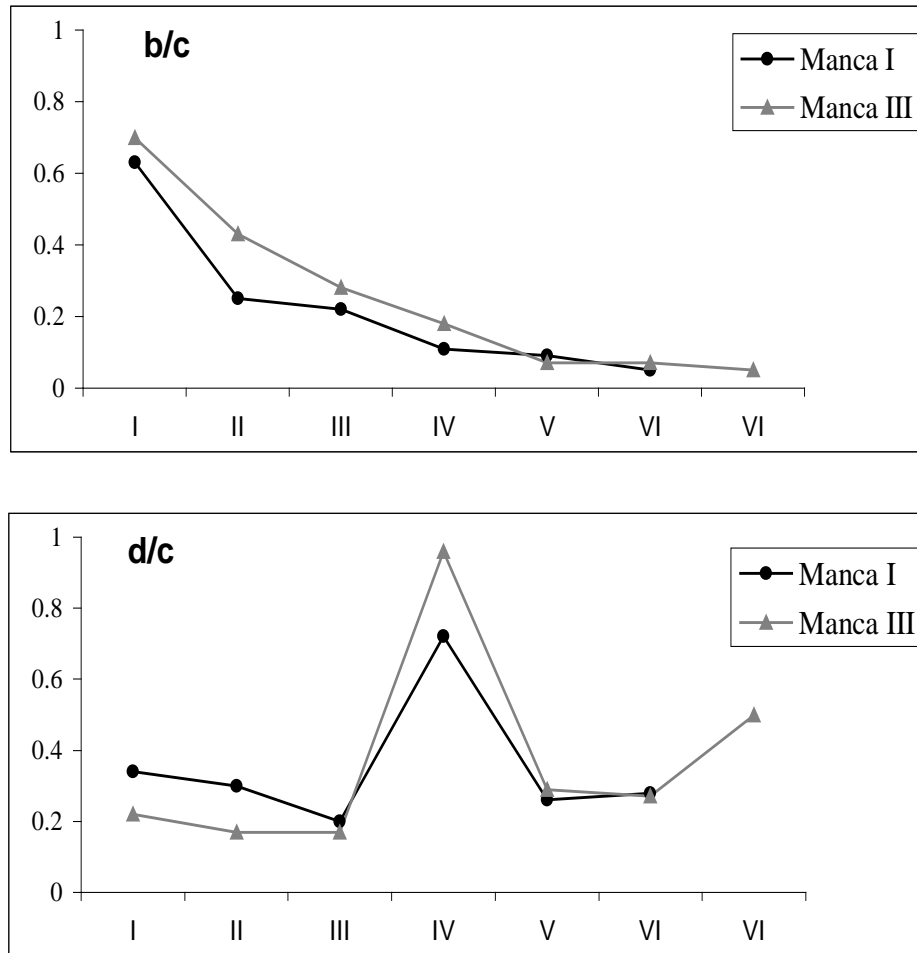


FIG. 45. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940. Coordinates b/c and d/c of noduli laterales of Manca I and Manca III.

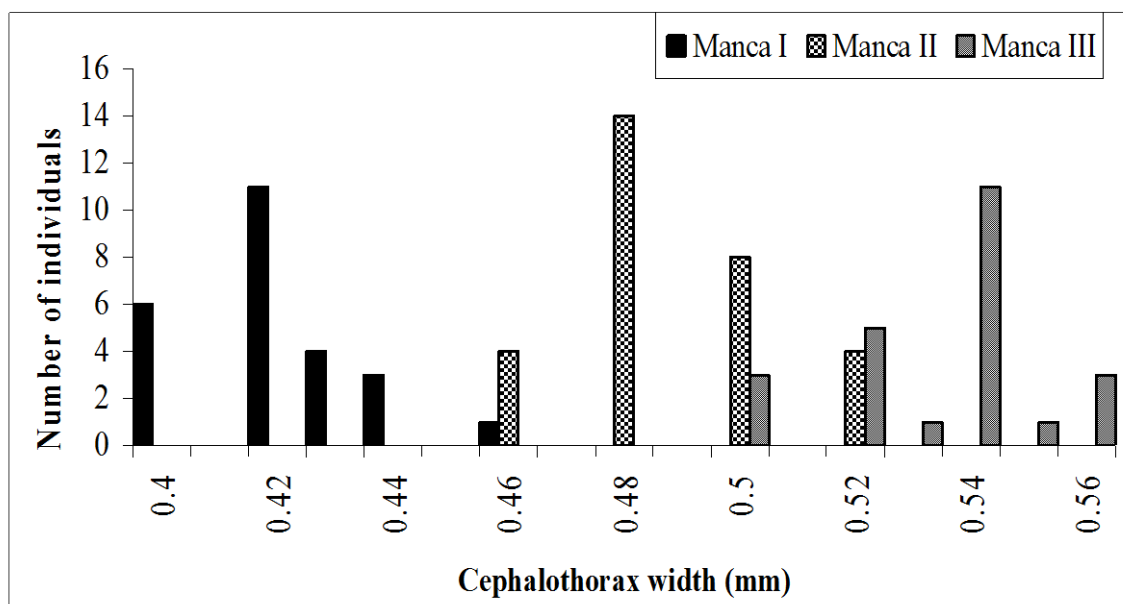


FIG. 46. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Frequency distribution of cephalothorax width of manca I, II and III.

Table I. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Summary of characteristics for the manca stages.

| Stage | Characteristics | | | | | |
|-------|---|------------------------|---|---|--|------------------|
| | Colour | Eyes - no of ommatidia | Antenna: flagellum | Pereionite VII | Pereiopod VII | Pleopod 1 |
| M I | Almost lacking pigmentation; little chestnut spots on cephalothorax and lateral margins of pereion; intestine empty | 5 | Bi-articulate; proximal article the largest | Feebly developed; no coxal plates | Absent | Absent |
| M II | Larger chestnut spots on cephalothorax and lateral margins of pereion; pleon and uropods slightly pigmented | 5 | Bi-articulate; distal article the largest | Less than half the length of pereionite VI; slightly developed coxal plates | Bent in ventral pereion; articles not distinct | Protopodite only |
| M III | Rich chestnut like adults; dark brown bands on the coxal plates bordered by light areas not well defined | 6-7 | Tri-articulate; distal article the largest | Half the length of pereionite VI; small coxal plates; nodulus lateralis present | Bent in ventral pereion; all articles distinct | Protopodite only |

Table II. Atlantoscia floridana (van Name, 1940). Mean \pm standard deviation of the cephalothorax width and duration of each manca stage (sample size in parentheses).

| Stage | Cephalothorax width (mm) | Stage duration |
|-------|--------------------------|---------------------------|
| M I | 0.421 \pm 0.015 (25) | About ½ day |
| M II | 0.488 \pm 0.018 (30) | 9.16 \pm 1.57 days (37) |
| M III | 0.532 \pm 0.018 (25) | 9.96 \pm 1.05 days (27) |

CAPÍTULO 4

**Postmarsupial development of
Atlantoscia floridana (van Name, 1940)
(Crustacea, Isopoda, Oniscidea):
sexual differentiation and
size at onset of sexual maturity**

Postmarsupial development of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): sexual differentiation and size at onset of sexual maturity

PAULA BEATRIZ ARAUJO* , ALINE FERREIRA QUADROS,
MINNELISE MARTINS AUGUSTO and GEORGINA BOND-BUCKUP

- Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9.500 prédio 43435, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil

Telephone: +55-51-33167709

Fax: +55-51-33167696

e-mail: pbaraujo@portoweb.com.br

Key words: Crustacea, terrestrial isopods, *Atlantoscia floridana*, postmarsupial development, sexual differentiation, sexual maturity

* Corresponding author

**ARTIGO SUBMETIDO: INVERTEBRATE REPRODUCTION AND
DEVELOPMENT**

Summary

The postmarsupial development of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) was studied, focusing on the differentiation and sexual maturity. Samples were done in the Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, RS, Brazil during 2000 and 2002. To study sexual differentiation the animals were reared in the laboratory under temperatures of about $20^{\circ}\pm 1^{\circ}\text{C}$ and observed daily. To analyse sexual maturity, animals preserved in ethanol 70% were used. Growth was followed through moulting, which permitted the observation of sexual differentiation. The development of the male genitalia and the female genital pore was described across the different juvenile stages. Female sexual maturity is estimated to occur from a size of 1.04 mm of cephalothorax width, based on the smaller ovigerous female sampled. Male sexual maturity is estimated using the morphometric relationship between cephalothorax width and length of the genital papilla, indicating that the puberal moult occurs from a size of 0.77 mm of cephalothorax width. Identification of the size at which sexual maturity occurs allows recognizing the juvenile stages of both males and females: JU I to JU III for males and JU I to JU VI for females. Males reach sexual maturity in approximately 1.5 months and the females, in about 3 months.

Introduction

Isopods have direct development and thus the offspring is very similar to the adults from birth. In a previous work, Araujo et al. (2003) provided a description of the manca stages of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940), when it was observed that up to the manca III stage there is no development of secondary sexual characters.

Males can be easily recognised by the presence of the genitalia. It is composed by the genital papilla and by the endopods of pleopods 1 and 2, which are elongated forming a strict association with the genital papilla (Legrand, 1946; Sutton, 1980; Ehrard, 1998). Mature females can be recognised by the presence of the marsupium, an incubating pouch formed by oostegites connected to the esternites of segments 2-5 (Sutton, 1980; Hoese, 1984). The marsupium can be also observed in post-ovigerous females, when it is found empty. Characters related to the sexual dimorphism of adults of *A. floridana* were described in Araujo and Leistikow (1999) and refer to the male genitalia.

There are only a few papers investigating sexual differentiation in terrestrial isopods. Katakura (1984) described the development of the pleopods of males of *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804), evidencing the beginning of the sexual differentiation in this species. Kacem-Lachkar (1997) observed that the sexual stage in *Hemilepistus reaumuri* (Audouin & Savigny, 1826) occurs after the fourth moult, when the development of the genital papilla starts for the males. In a sequel to this work, they described the development and differentiation of pleopods 1 and 2. Verhoeff (1920), Matsakis (1955) and Haddad (1984) also followed the post-marsupial development of other species and observed that after the third moult the pereopod 7 is functional, however not mentioning sexual differentiation.

Morphometric studies are used to estimate the beginning of sexual maturity, mostly in crustacean amphipods (Charniaux-Cotton, 1957 *apud* Hartnoll, 1982) and decapods, with knowledge about the puberal moult being of special interest (Hartnoll, 1974; 1982; Felder and Lovett, 1989; Pinheiro and Fransozo, 1993; 1998; Goes and Fransozo, 1997; Mantelatto and Martinelli, 2001). In general, the puberal moult is associated with a change in the relative growth of certain appendices or tagma. On males of these crabs the morphological changes occur on the chelipods, which leads to morphometric studies based on changes in relative growth rates of these appendices. On the other hand, females usually have allometric changes in abdomen width.

Recognising the puberal moult is of fundamental importance to the knowledge about growth and reproduction of a given species. The puberal moult is not usually studied in terrestrial isopods, perhaps because of the absence of such an evident secondary character, as in the Decapoda, allowing one to develop morphometric analyses. Legrand (1946) studied the relative growth of endopod 2 of *Porcellio scaber* Latreille, 1804 to determine the puberal moult. Heeley (1941) observed the growth of the antennal flagellum in *P. scaber* and did not obtain changes in allometry. In general, in terrestrial isopods the individuals are recognised as males or females when recognising the male genitalia is possible.

This work describes the juvenile sexual differentiation for *A. floridana*, the number of juvenile stages for males and females and proposes a morphometric analysis to determine the reproductive status of males of *A. floridana*.

Material and methods

The specimens of *A. floridana* used in the present study were sampled in the Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre (30°15' S 51°05' W), RS, Brazil from 2000 to 2002. Development was followed in the laboratory, from the manca III stage, since this is the last undifferentiated sexually stage. The individuals were reared separately using methods described in Araujo et al. (2003) and observed daily, whenever possible, to see indications of moult as calcium plates on the thoracic sternites and empty guts. On each observation measurements of the cephalothorax width were taken (Araujo et al., 2003), using a Zeiss Stemi V8 stereomicroscope with measuring ocular. The animals were placed on a Petry dish with a small amount of water, where they stayed immobile long enough for an adequate measuring. Illustrations were done with the help of a camera lucida. The specimens used in SEM observation were dried based on Leistikow and Araujo (2001), transferred to 1:1 ethanol-acetone (2 x 10 min) and 100% acetone (2 x 10 min). After critical point the dried material was mounted on stubs, coated with gold with Baltec SCD 005 sputter and examined on a Jeol JSM 5800 Scanning Electron Microscope.

Juvenile individuals are identified as JU followed by a roman number according to its respective stage; adults are identified as AD. Cephalothorax width intervals characteristic of the different stages were obtained through observation of the moults, which indicated the passing from a stage to the next, and also minimum and maximum widths showed by the animals on each stage. A Student t-test was used to compare average cephalothorax widths and also development duration from JU I to JU III for both males and females.

To study sexual maturity, animals preserved in ethanol 70% were used. Sexual maturity in females was estimated based on the smallest ovigerous female found in the field, sampled from April 2000 to October 2001. The reproductive status of males,

whether juveniles or adults, was determined through morphometric criteria relating the genital papilla length (fig.1) with cephalothorax width. Specimens were selected to represent all cephalothorax width classes. In order to recognise groups belonging to different growth stages, that is, immature or mature, we used the Regrans software (Pezzuto, 1983). The regression equation was calculated for all points, detecting the inflexion point of the regressio and calculating regressions for the points to the left and right. The validity of the regressions was tested through a comparison between the sum of squares of the residuals in Y (residual SSY) of the total regression and the sum of the SSY of the regressions to the left and right (Zar, 1974).

Results

Sexual differentiation

It has been shown that after birth individuals of *A. floridana* have three stages of manca where no sexual differentiation can be seen. (Araujo et al., 2003). After that, the individuals at the juvenil stages (third moult), shows the first signals of sexual differentiation. The number of juvenile stages was based on the sexual maturity (see below).

Males

Within each stage, apart from the observed variation on cephalothorax width, variations on the size and shape (morphology) of the genitalia were also detected. Thus, juvenile stages are described based on representative individuals, that is, ones with a width corresponding to the average of that stage.

JU I - the individuals can be sexed by the presence of a slightly developed genitalia. The genital papilla, which develops as outgrowths from the sternum (Haathela, 1978), is

situated in the middle of the membrane that separates the seventh thoracic sternite and the abdominal segment (Kacem-Lachkar, 1997). At this age the papilla is short and triangular without apical specializations (figs. 2, 18) and presents a lateral longitudinal groove (fig. 19) The exopod of pleopod 1 is rectangular without a distinct point (fig. 5); the endopod is slightly elongated and presents a smooth surface and rounded apex, without setation (fig. 5). The exopod of pleopod 2 is rather elongate, slightly pointed and without sensory setae (fig. 6); the endopod is elongate, longer than the exopod, with a rounded apex (fig. 7).

JU II – The genital papilla is longer than in JU I (fig. 3). The ventral shield appears more clearly (fig. 21), forming a triangular apex; below that, the beginning of the development of cuticular scales occurring in groups forming small fans can be observed (fig. 20); at this stage the genital pores are still not visible. By transparency, under the microscope, the formation of ejaculatory ducts can be observed, however not completely formed to the distal end (fig. 12). In smaller individuals of JU II, the ejaculatory ducts cannot be observed. The exopod of pleopod 1, somewhat better developed, starts to look like that of the adult, however still with the distal projection on the internal margin not evident (fig. 8); the endopod 1 also begins to take the shape it has on the adult, with the distal end turned outside, still with no setae (fig. 9). The exopod of pleopod 2 has a distinct distal projection on the internal margin but the lateral margin does not have setae (fig. 10); the endopod has a similar width in almost all of its extension (fig. 11).

JU III – The genital papilla has a rectangular spatula below the ventral shield, surpassing it in length (figs. 4, 22); the cuticular scales are longer and fill the lateral margins of the spatula (fig. 23). The ejaculatory ducts reach the distal extremity, but the orifices have small diameters, similar to that of JU II in its distal extremity, which are

smaller than the adult. In adults the presence of a seminal liquid on the extremity of the papilla is very common, because of the preservation in ethanol 70%. In some individuals of JU III small quantities of extrusion next to the genital orifices could be observed. The exopod of pleopod 1 appears similar to that of the adult, with a concave lateral margin, but with the distal projection of the internal margin still not completely developed (fig. 13); the endopod is similar to that of the adult, bent laterally, with a small sub-apical lateral protrusion, and a row of setae on the distal third (fig. 14). Exopod of pleopod 2 with one seta (fig. 15); endopod acute, with a narrow distal third (fig. 16), reaching the distal margin of the exopod of pleopod 2.

AD – The apex of the genital papilla has cuticular scales (figs. 24, 25). The endopod of pleopod 2 reaches the distal margin of the exopod of pleopod 3.

Females

In JU I there is already a development of the exopod of pleopod 1, although still very rudimentary (fig. 17). The development of the genital pores, located on the base of the fifth pair of pereopods (fig. 26) were followed from the JU I until JU VI. There is a transition on the cuticular scales. In JU I, the genital pores are closed or else appear like simple openings, without ornamentation, as in JU II. In JU III there is already the beginning of the formation of cuticular scales that increase in JU IV and JU V (fig. 28); in JU VI these are already formed, as in the adult (fig. 29).

Size and development time

Table 1 presents the data on body size of juveniles of both males and females. It can be seen that for both sexes the size remains similar from JU I to JU III, with differences not significant ($p > 0.05$). The duration of each JU stage is also similar ($p >$

0.05), as can be seen in table 2. The large standard deviation is partly due to some individuals that took much longer than expected to moult. It was also observed that some individuals moulted, however without showing considerable changes in measurements. A comparison between the growth of juvenile males and females can be seen on fig. 30.

Sexual maturity

Mature females can be easily recognised by the presence of the marsupium. Were examined 892 ovigerous and post-ovigerous females, which had from 1.04 to 1.68 mm cephalothorax width. Although appearing in low frequencies, the smaller ovigerous females found in the field had 1.04 mm cephalothorax width (n=3). Based on this information and in the following of the growth pattern with moult observation, it can be concluded that in order to reach this size females pass through six juvenile stages, with the maximum size in JU VI of 0.99mm (table 2). Thus, above this size a new stage is expected, with this being considered AD. Observations made after JU VI stage show that the interval of the next stage (AD I) extends from 1.01 to 1.06 mm cephalothorax width, which corresponds to the interval where the smallest ovigerous females were found. In laboratory conditions, females reach sexual maturity after three months, including the manca stage.

The 110 males used in the analysis ranged from 0.59 – 1.32 mm of cephalothorax width. The data on development fitted a linear regression. Regression analysis, the software showed the presence of two linear regressions and an inflexion point at 0.77 mm of CW. Table 3 shows the result of the equations for all data and points to the left ($< X$) and right ($\geq X$) of the inflexion point (X) of regressions of cephalothorax width (CW) against genital papilla length (GPL). The fit of the two-line

model was significantly better ($F= 844.79$, $p < 0.001$) than the fit of a single straight line for all data. It can be seen that before the inflexion point the genital papilla grows rapidly, in a proportion approximately twice as fast as cephalothorax growth. After the inflexion point, the papilla has a slower growth, having a proportion next to half the cephalothorax growth. This differentiated growth of the genital papilla at two moments of the ontogeny characterises a passage from the juvenile stage to the adult, indicating that the puberal moult occurs in JU III, with animals approximately 1.5 months old, including the manca stage (fig. 31).

Discussion

It has been reported that in manca III only the protopodite of the pleopod 1 can be found (Araujo et al., 2003). After the third moult, when individuals begin the juvenile stage, the exopod of pleopod 1 appears both for males and females, but the endopod only occurs in males. Pleopods in females do not change along development, since these structures do not have secondary sexual characters. In males, the genitalia form itself from an arrangement between the genital papilla and the two first pairs of pleopods, composing an elongated structure with an auxiliary function in transferring spermatozooids during copulation. The observation of this structure allows sex identification in JU I, when even weakly developed, it is possible to observe the genital papilla and the short endopods 1 and 2, an observation also done by Katakura (1984) and Kacem-Lachkar (1997) to *A. vulgare* and *H. reaumuri*, respectively.

The juvenile stages in males correspond to a period of great changes in genitalia, not only regarding growth, but also in terms of the specialisation of the genital papilla. Legrand (1946) presented a morphometric analysis of endopods 2 used to identify the puberty moult in *P. scaber*, showing a differentiated growth of this

appendix from the seventh to the ninth moult. This analysis, however, does not allow certainty on telling which moult is the puberal one. In the seventh moult there is a coaptation of the genital papilla and the endopod 1, but in the ninth moult occurs the maximum extension of endopod 2, apart from the appearance of the sexual characters on pereopods 3 and 7. In *A. floridana* the endopod 2 was not used because this appendix is elongated and narrow at the distal end which makes it subject to breaking when under manipulation, resulting in potential errors in measurements. On the other hand, the genital papilla is a more rigid structure and its growth is appropriate to an identification of the reproductive status of the species. The analysis of figure 31 leads to the conclusion that there is a puberal period with an accentuated growth of the genital papilla, and a period of sexual maturity, when this papilla has a slower growth. In the puberal stage are included the juveniles I, II and III, with the puberal moult occurring in JU III. Thus, sexual maturity starts from the sixth moult. As for other crustaceans (Haley, 1969; Hartnoll, 1974; Goes and Fransozo, 1997; Mantelatto and Martinelli, 2001), the inflexion point in the regression reflects sexual maturity. These results indicate that the genital papilla, a structure associated directly to sperm transfer, grows faster during a phase when there is no reproduction but afterwards the papilla must grow more slowly or otherwise would reach dimensions incompatible with female body size. Thus, when reaching an adequate configuration for its function, it maintains such condition throughout its life (Haley, 1969). This tendency is confirmed by the morphological analysis of the genital papilla, which changes rapidly in the juvenile stages, with the development of cuticular specialisations until stabilising in the adults. It is possible that cuticular scales are intimately linked to the passage of sperm from the genital papilla to the endopods 2, which apparently are the only ones that are inserted in the genital opening of the females (Sutton, 1980). According to Becker & Mann (1938)

the spermatozoa of *P. scaber* have very long tails and filamentous heads, which are in general united forming bundles. Blanchard et al. (1961) mention that the long tail of the spermatozoa of isopods may not have a direct role in propulsion, but can serve as a cable, facilitating the transfer of the sperm bundle. Fain-Maurel (1966) found the same pattern for aquatic isopods (Asellidae, Idoteidae and Cymothoidae) and terrestrial, on the species *Oniscus asellus* (Linné, 1758), *Armadillidium vulgare* and *Armadillo officinalis* Duméril, 1816, confirming the non-motility of the spermatozoa. The observation of sperm in *A. floridana* indicates a similar pattern both in morphology of spermatozoa and in the formation of bundles. That way, the cuticular scales at the same time that have an anti-cohesive function, can help in the directing the elongated bundles of spermatozoa. Besides, as it is a mechanical transfer, at the same time they help in the exiting of spermatozoa, they can avoid their return.

For females, the observation of the oostegites is enough to recognise its reproductive status. However, the morphological observation of the genital pores also indicates changes along the development. In JU I, when the openings exist, they are simple, and moult after moult they change due to the appearing of the cuticular scales that, in this case, can also have the anti-cohesive function and helping in the directing of the spermatozoa. Loyola e Silva and Coraiola (1999) describe sexual maturity in females of *P. dilatatus* Brandt, 1833 from four month old individuals, a not too different period from that found for *A. floridana*.

Both size and development time from JU I to III are similar between males and females, although apparently females are slightly smaller. The growth curve for this species (Araujo et al. submitted) also shows a small difference in size during the first months of development, when females are smaller. After this initial period this phenomenon reverts, with females growing more and reaching larger sizes. It is

interesting to note that average values obtained in the laboratory regarding size in relation to duration of each juvenile stage for both sexes are very similar to the values, for the same periods, showed in the growth curve obtained from field data. This indicates that temperatures of $20^{\circ} \pm 1^{\circ}$ C are ideal for rearing *A. floridana* in the lab, since it expresses natural conditions found in this latitude.

Population studies depend on the knowledge of the biology of a species. It is hoped that, in the future, this work could contribute for estimating the puberal moult or the beginning of morphological sexual maturity in males of terrestrial isopods using this method relating the growth of the genital papilla with the growth of the cephalothorax. However, there is still a need for studies dealing with gonadal maturity as another tool to access the same kind of information but providing a more complete picture.

Acknowledgements

To Secretaria Municipal do Meio Ambiente (SMAM – Porto Alegre), especially M.Sc. Rodrigo C. Printes for allowing and supporting our research in the Reserva Biológica do Lami; Dr. Helena Romanowski and Dr. Jocélia Grazia (Departamento de Zoologia, UFRGS), for the use of the B.O.D. for rearing the animals; Ana Horn for the illustrations 2-4; Dr. Gilson Moreira for his help with the SEM photographs; PPG-Biologia Animal and PROPESQ-UFRGS for the concession of an undergraduate scientific scholarship (BIC). This is contribution No , Department of Zoology.

References

Araujo, P.B. and Leistikow. A., Philosciids with pleopodal lungs from Brazil, with

- description of a new species. *Contrib. Zool.*, 68(1999) 109-141.
- Araujo, P.B., Augusto, M.M. and Bond-Buckup, G., Postmarsupial development of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the manca stages. *J. Nat. Hist.* (2003) (in press).
- Araujo, P.B., Lopes, C.G. and Bond-Buckup, G., A field study on the growth curve of *Atlantoscia floridana* (van Name) (Crustacea, Isopoda, Philosciidae) in a Brazilian restinga forest. *Pedobiologia* (submitted).
- Becker, F.D. and Mann, M.E., The reproductive system of the male isopods, *Porcellio scaber* Latreille. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 57 (1938) 395-399.
- Blanchard, R.E., Lewin, R.A. and Philpott, D.E., Fine structure of sperm tails of isopods. *Crustaceana*, 2 (1961) 16-20.
- Ehrard, F., Phylogenetic relationships within the Oniscidea (Crustacea, Isopoda). *Isr. J. Zool.*, 44 (1998) 303-309.
- Fain-Maurel, M.A., Contribution a l'histologie et a la caryologie de quelques isopodes; Spermio-genèse et infrastructure du espermatozoïde des Oniscidés et des Cymothoïdés. *Ann. Sci. Nat., Zoologie*, 8 (1966) 1-188.
- Felder, D.L. and Lovett, D.L., Relative growth and sexual maturation in the estuarine ghost shrimp *Callinassa louisianensis* Schmitt, 1935. *Jour. Crustacean Biol.*, 9(4) \ (1989) 540-553.
- Goes, J.M. and Fransozo, A., Relative growth of *Eriphia gonagra* (Fabricius, 1781) (Crustacea, decapoda, Xantidae) in Ubatuba, State of São Paulo, Brazil. *Nauplius*, 5 (2) (1997) 85-98.
- Haahtela, I., Morphology as evidence of maturity in isopod crustacea, as exemplified by *Mesidotea entomon* (L.). *Ann. Zool. Fennici.*, 15 (1978) 186-190.

- Haddad, M.A. Estádios do crescimento pós-marsupial de *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833) (Isopoda, Oniscoidea). *Dusenica*, 13 (3) (1984) 135-143.
- Haley, S.R., Relative growth and sexual maturity of the Texas ghost crab, *Ocypode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, 17 (1969) 285-297.
- Hartnoll, R.G., Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 27 (1974) 131-136.
- Hartnoll, R.G., Growth. In: *The Biology of Crustacea. Embryology, morphology, and genetics*, Vol 2, L.G. Abele (ed), Academic Press, New York, pp. 111-196, 1982
- Heeley, W., Observations on the life-histories of some terrestrial isopods. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 111(B) (1941) 79-119.
- Hoese, B., 1984. The marsupium in terrestrial isopods. In: *The biology of terrestrial isopods*, S.L. Sutton and D.M. Holdich (eds), *Symp. Zool. Soc. London*, 53 (1984) 65-76.
- Kacem-Lachkar, H., Étude du développement post-embryonnaire d'*Hemilepistus reaumuri* (Audouin, 1826) (Isopoda, Oniscidea). *Crustaceana*, 70 (1997) 513-526.
- Katakura, Y., Sex differentiation and androgenic gland hormone in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare*. In: *The biology of terrestrial isopods*, S.L. Sutton and D.M. Holdich (eds), *Symp. Zool. Soc. London*, 53 (1984) 127-142.
- Legrand, J.J., Les coaptations sexuelles des Oniscoidea. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 80 (1946) 241-388.
- Leistikow, A. and Araujo, P.B., Morphology of respiratory organs in South American Oniscidea ("Philosciidae"). In: *Isopod systematics and evolution*, B. Kensley and R.C. Brusca (eds), *Crustacean Issues*, Vol 13, R. Vonk and F.R. Schram (gen. eds), Balkema, Rotterdam, pp.329-336, 2001.

- Loyola e Silva, J. and Coraiola, M.A.S., A formação dos oostegitos em *Porcellio dilatatus* Brandt (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) em laboratório. *Revta. bras. Zool.* 16 (Supl. 1) (1999) 305-318.
- Mantelatto, F.L.M. and Martinelli, J.M., Relative growth and sexual dimorphism of the South Atlantic hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) from Ubatuba, Brazil. *J. Nat. Hist.*, 35 (2001) 429-437.
- Matsakis, J., Contribution a l'étude du développement postembryonnaire et de la croissance des Oniscoides. *Bull Soc. Zool. France*, 80 (1955) 52-65.
- Pezzuto, P.R., Regrans: a "basic" program for an extensive analysis of relative growth. *Atlântica*, 15 (1983) 93-105.
- Pinheiro, M.A.A. and Fransozo, A., Relative growth of the speckled swimming crab *Arenaeus cribbarius* (Lamarck, 1818) (Brackyura, Portunidae), near Ubatuba, State of São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 65 (1993) 377-389.
- Pinheiro, M.A.A. and Fransozo, A., Sexual maturiry of the speckled swimming crab *Arenaeus cribbarius* (Lamarck, 1818) (Brackyura, Portunidae) in the Ubatuba littoral, São Paulo State, Brazil. *Crustaceana*, 71 (1998) 434-452.
- Sutton, S.L., *Woodlice*, Pergamon Press, Oxford, 1980.
- Verhoeff, K.W., Zur Kenntnis der Larven, des Brutsackes und der Bruten der Oniscoidea. *Zool. Anz.*, 51 (1920) 169- 189.
- Zar, J.H., *Biostatistical Analysis*, Prentice-Hall, London, 1974.

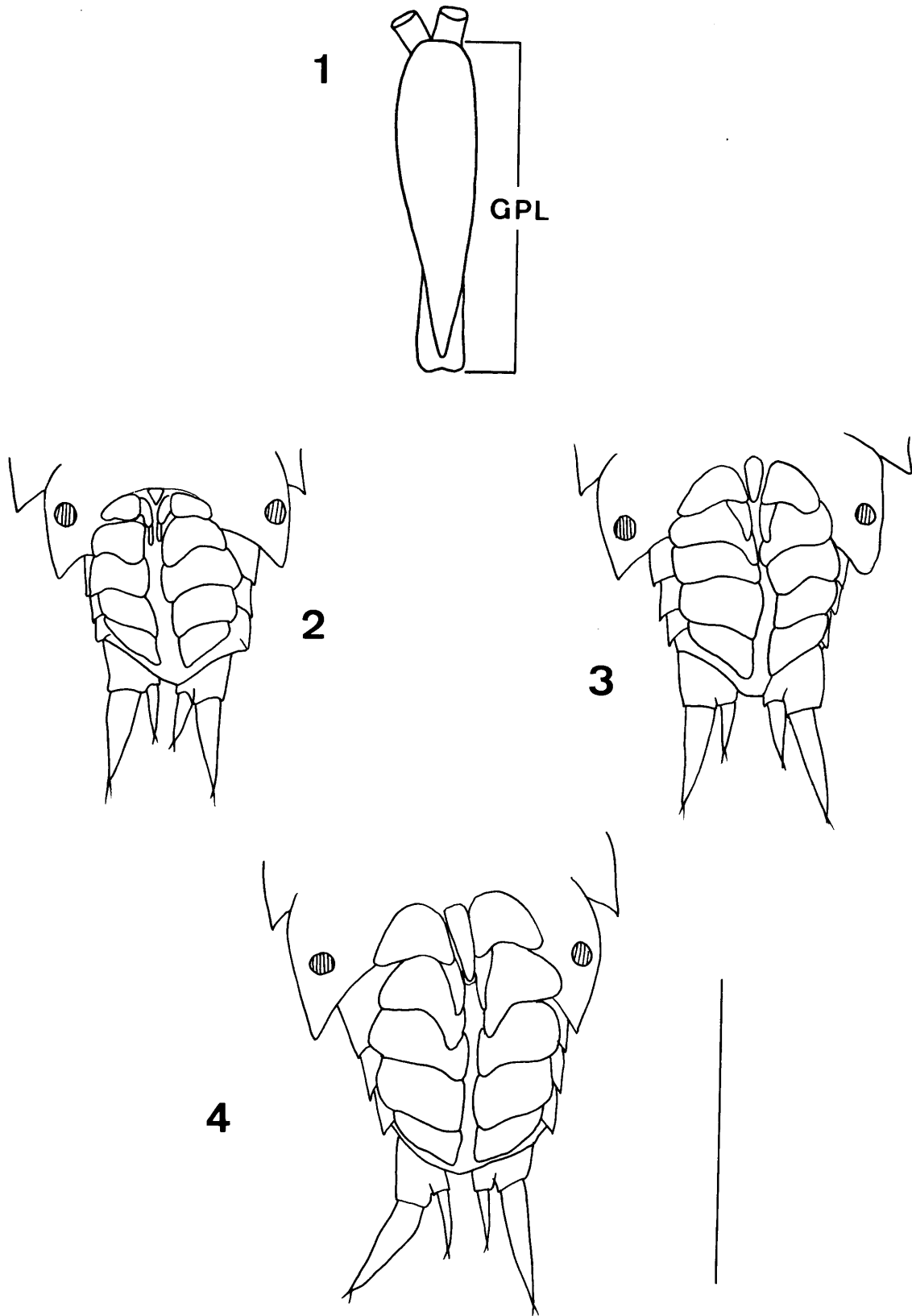
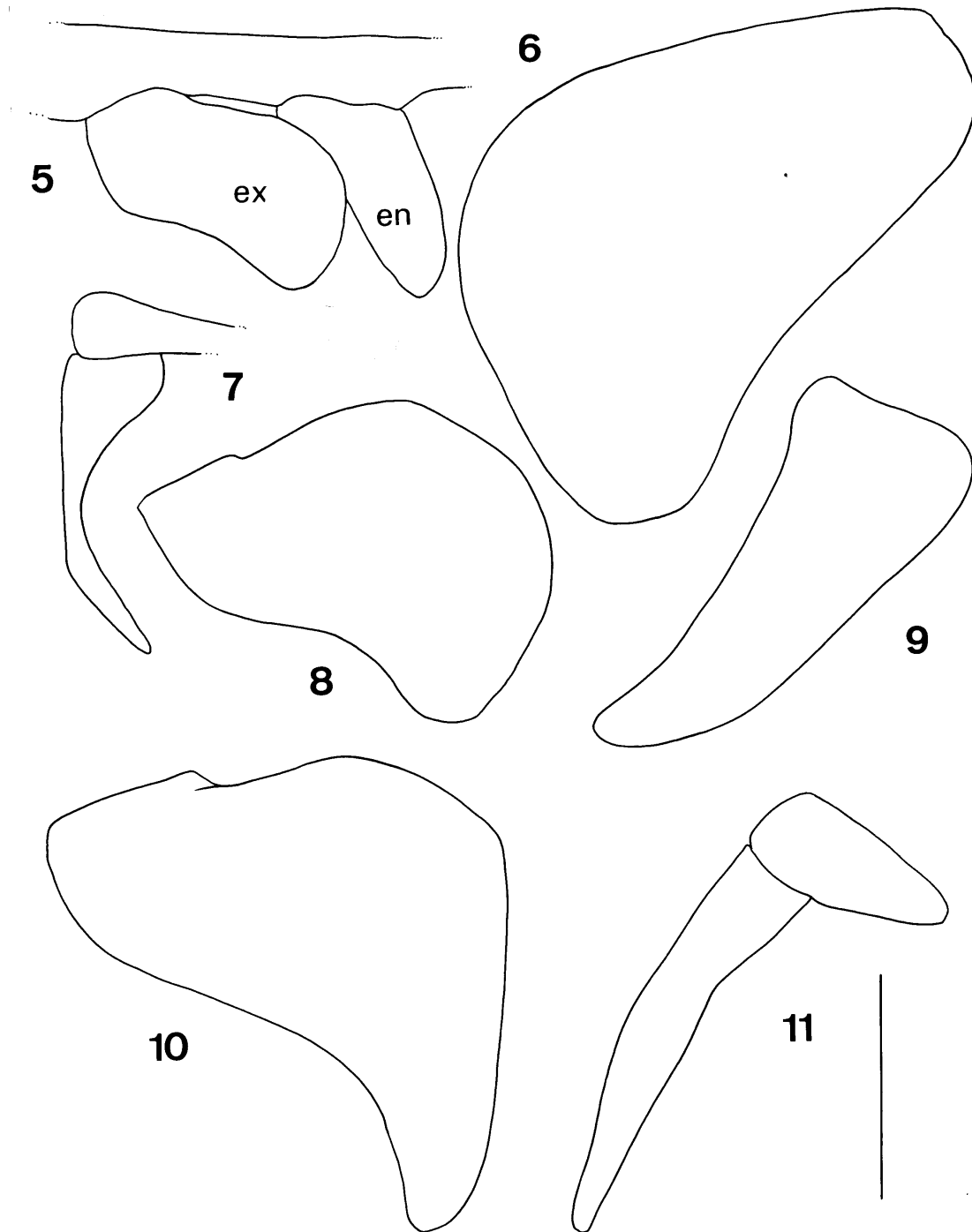
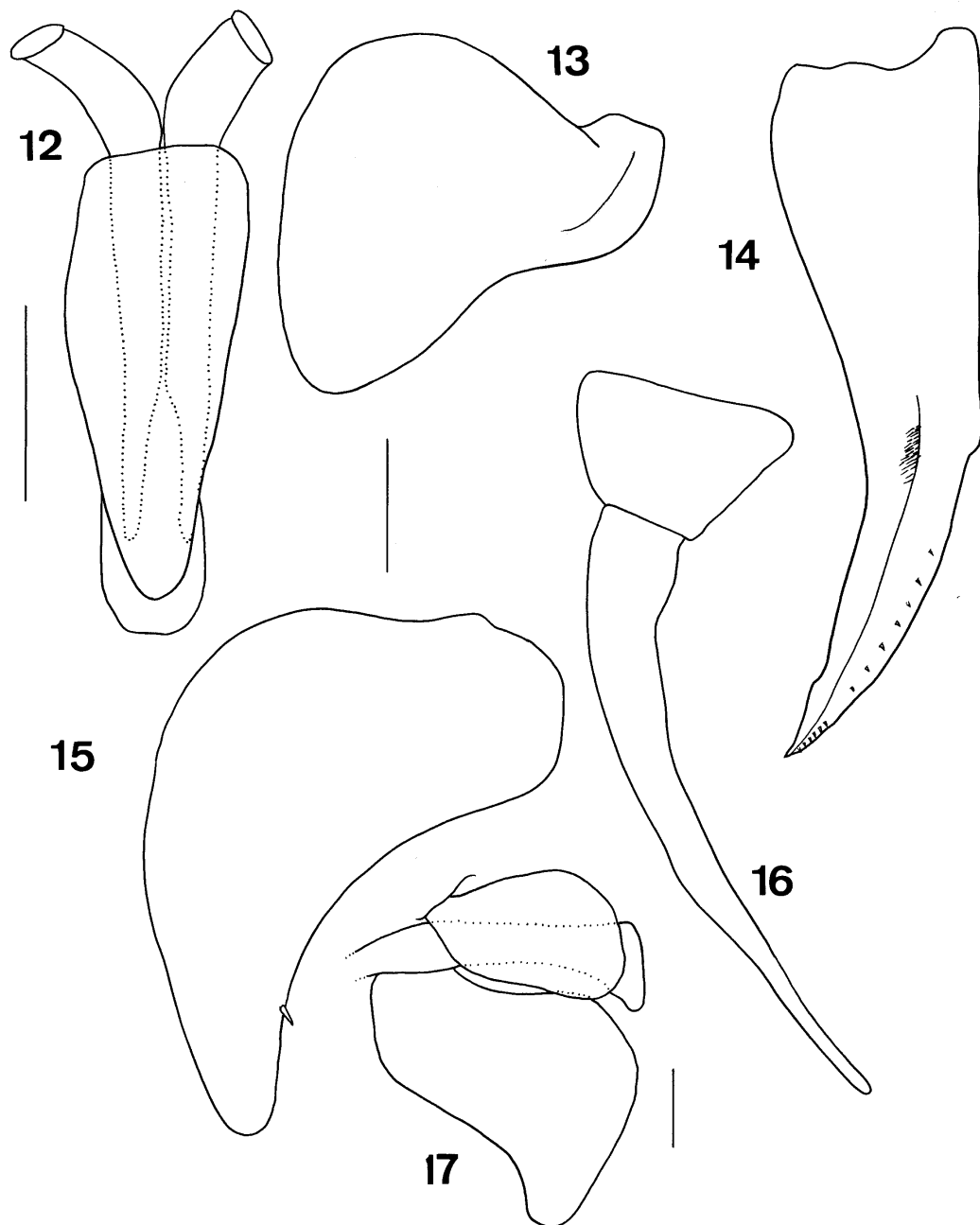


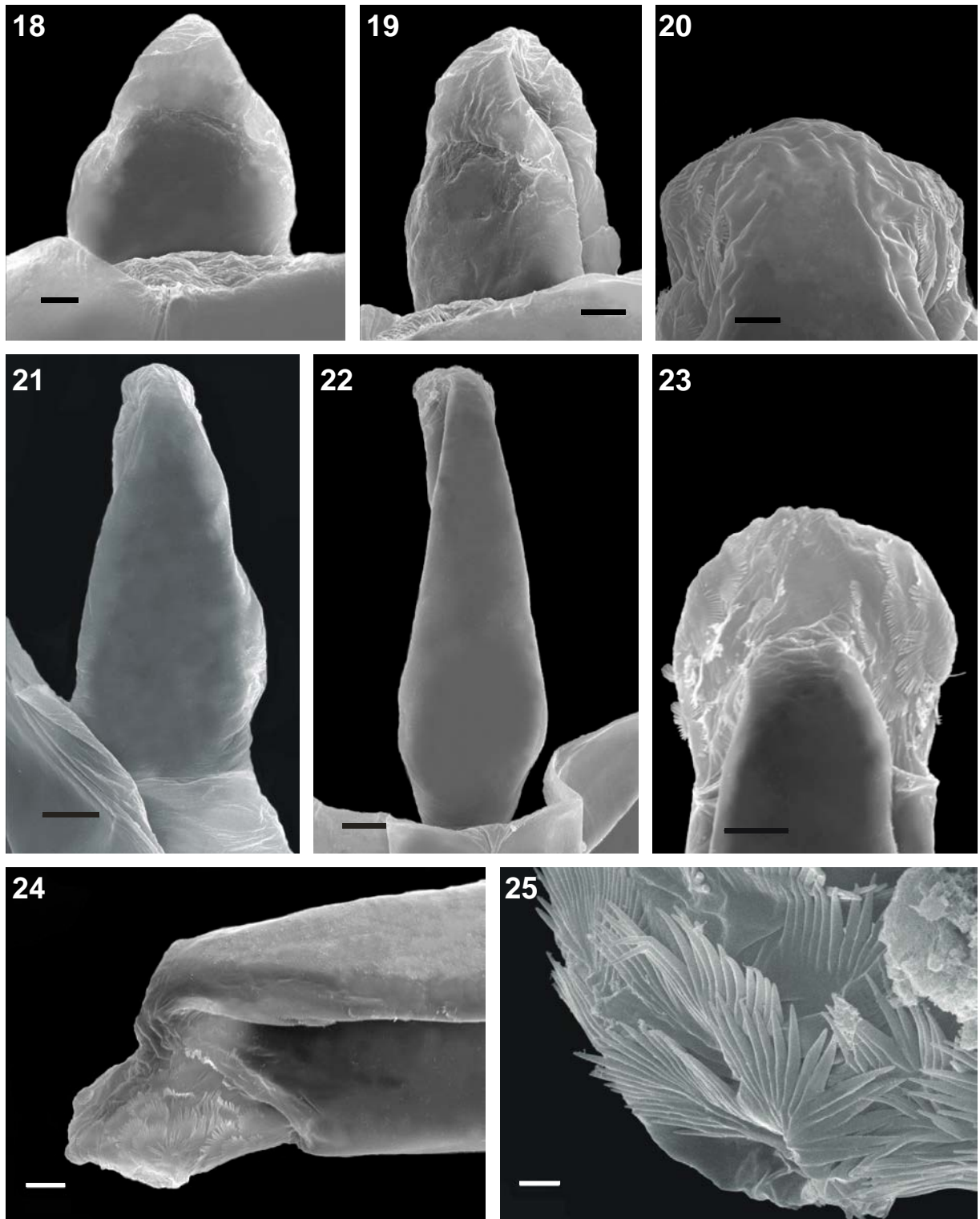
Fig. 1.- 4. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). 1. Schematic representation on the measure taken on the genital papilla. GPL= Genital papilla length; 2. Male JU I. 3. Male JU II. 4. Male Ju III. Ventral position of pleon showing developing genitalia. Scale: 1mm.



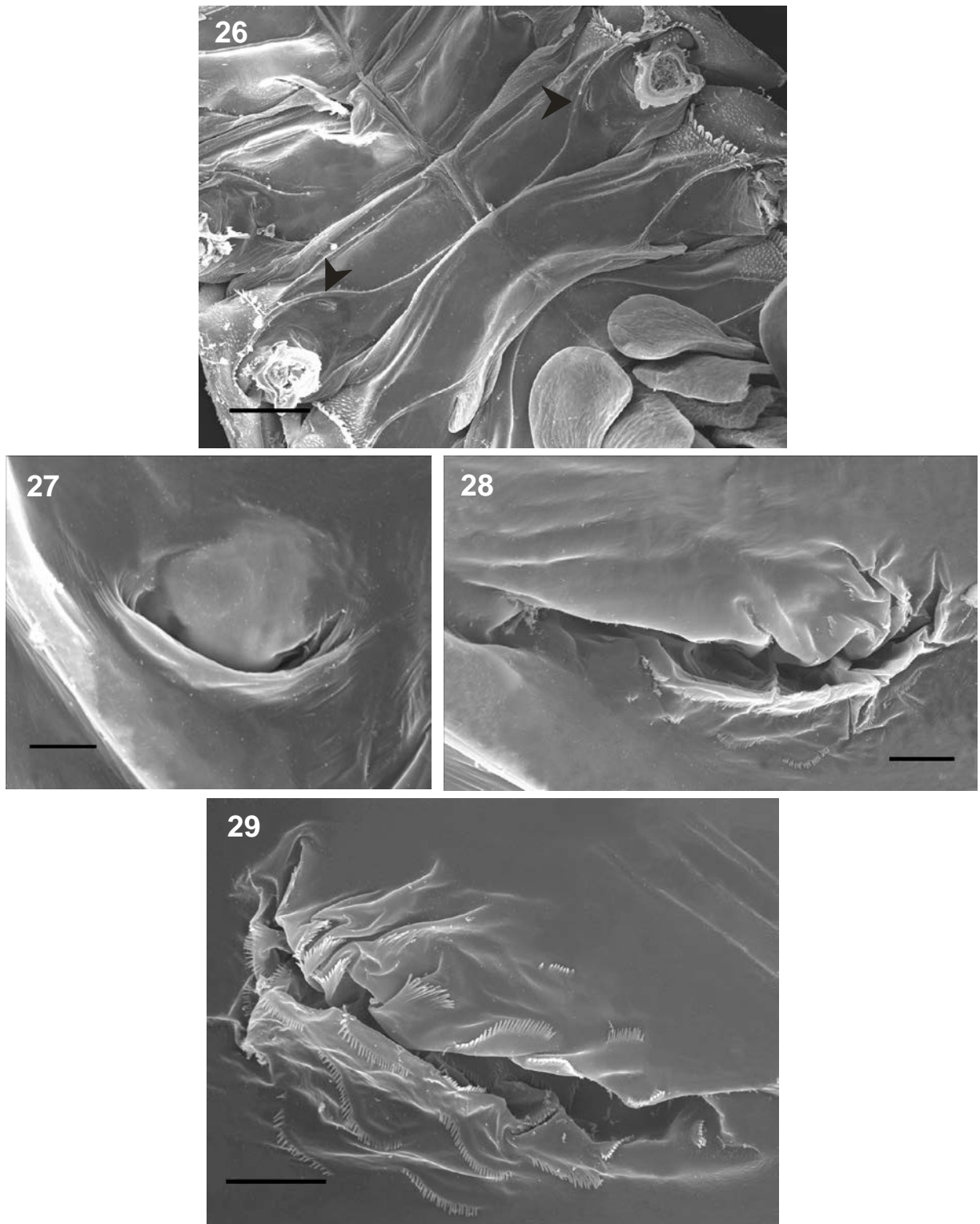
Figs. 5 - 11. *Atlantoscia floridana* (van Name) male. 5. JU I, pleopod 1, ex: exopod, en: endopod. 6. JU I, pleopod 2 exopod. 7. JU I, pleopod 2 endopod. 8. JU II, pleopod 1 exopod. 9. JU II, pleopod 1 endopod. 10. JU II, pleopod 2 exopod. 11. JU II, pleopod 2 endopod. Scale: 0.1mm.



Figs. 12 – 17. *Atlantoscia floridana* (van Name) male. 12. JU II, genital papilla. 13. JU III, pleopod 1 exopod. 14. JU III, pleopod 1 endopod. 15. JU III, pleopod 2 exopod. 16. JU III, pleopod 2 endopod. 17. Female JU I, pleopod exopod 1 and 2. Scale: 0.1mm



Figs. 18-25. *Atlantoscia foridana* (van Name), male genital papilla. 18: JU I (scale bar: 10 μ m). 19: JU I, lateral view (scale bar: 10 μ m). 20: JU II (scale bar: 5 μ m), apex. 21: JU II (scale bar: 25 μ m). 22: JU III (scale bar: 25 μ m). 23: JU III, apex (scale bar: 10 μ m). 24: Adult, apex in lateral view (scale bar: 10 μ m). 25: Adult, detail of cuticular scales (scale bar: 2 μ m).



Figs. 26-29. *Atlantoscia floridana* (van Name), female, genital pore. 26: Adult showing the genital pores (arrows) (scale bar: 0.2mm). 27: JU II (scale bar: 10 μ m). 28: JU V (scale bar: 10 μ m). 29: Adult (scale bar: 10 μ m).

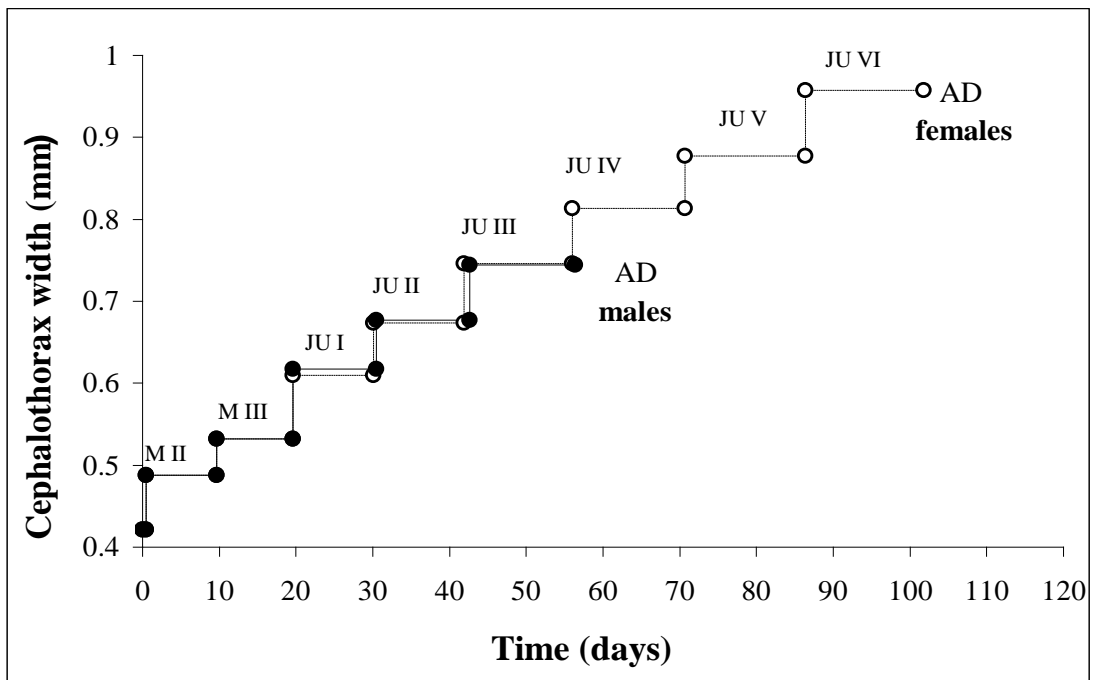


Fig. 30. Growth of juveniles of *Atlanticia floridana* (van Name).

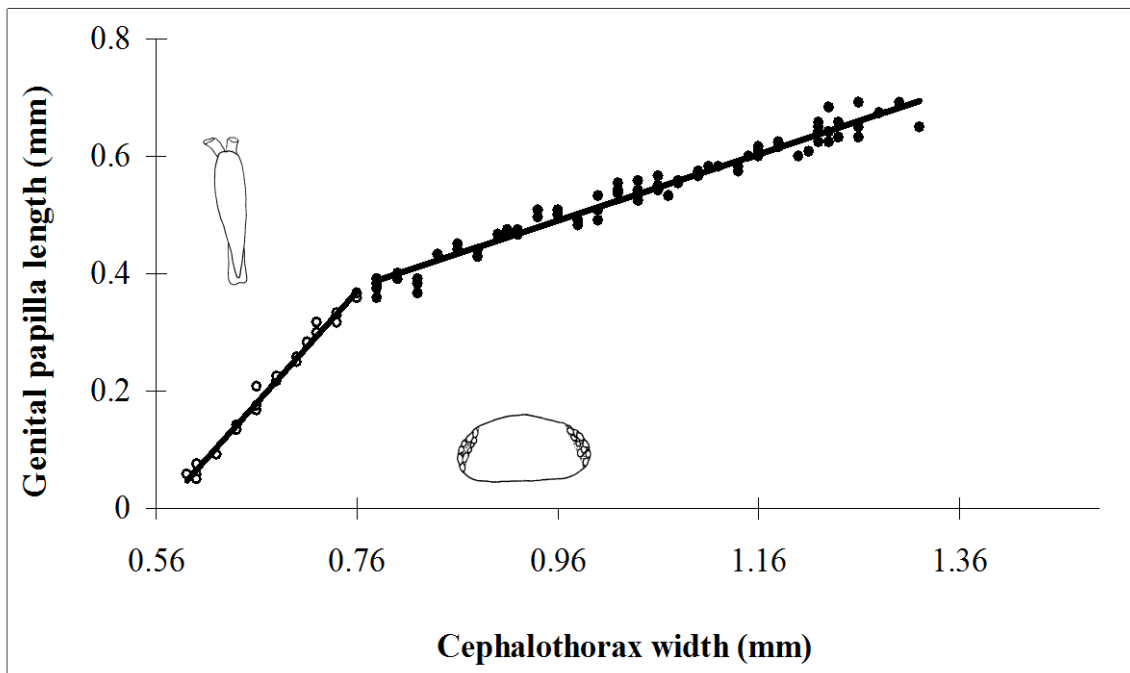


Fig. 31. *Atlantoscia floridana* (van Name). Male morphometric relation between genital papilla length (GPL) and cephalothorax width

Table 1. Cephalothorax width of the juvenile stages (JU) of males and females of *Atlantoscia floridana* (van Name) kept under constant laboratory conditions (number of measurements in parentheses).

| Stage | Cephalothorax width | | | | t -test |
|--------|---------------------|------------------------|-------------------|------------------------|---------|
| | Males | | Females | | |
| | minimum – maximum | mean \pm sd | minimum – maximum | mean \pm sd | |
| JU I | 0.57 - 0.64 | 0.617 \pm 0.018 (18) | 0.57 - 0.64 | 0.610 \pm 0.018 (22) | 1.22 NS |
| JU II | 0.65 - 0.70 | 0.677 \pm 0.021 (22) | 0.65 - 0.70 | 0.674 \pm 0.015 (21) | 0.54 NS |
| JU III | 0.71 - 0.76 | 0.744 \pm 0.020 (24) | 0.71 - 0.78 | 0.746 \pm 0.016 (23) | 0.35 NS |
| JU IV | - | - | 0.79 - 0.84 | 0.813 \pm 0.013 (23) | |
| JU V | - | - | 0.85 - 0.92 | 0.877 \pm 0.017 (22) | |
| JU VII | - | - | 0.93 - 0.99 | 0.957 \pm 0.018 (16) | |

NS= not significant ($\alpha = 0.05$)

Table 2. Duration of the juvenile stages (JU) of males and females of *Atlantoscia floridana* (van Name) kept under constant laboratory conditions (number of measurements in parentheses).

| Stage | Duration (days) | | t-test |
|--------|-----------------------|------------------------|---------|
| | Males | Females | |
| | mean \pm sd | mean \pm sd | |
| JU I | 10.86 \pm 2.63 (14) | 10.50 \pm 1.72(18) | 0.46 NS |
| JU II | 12.17 \pm 1.89 (18) | 11.81 \pm 2.84 (26) | 0.47 NS |
| JU III | 13.71 \pm 4.71 (14) | 14.10 \pm 4.34 (19) | 0.25 NS |
| JU IV | - | 14.64 \pm 3.67 (11) | |
| JU V | - | 15.67 \pm 3.70 (12) | |
| JU VI | - | 15.50 \pm 2.51 (8) | |

NS= not significant ($\alpha = 0.05$)

Table 3. Statistics for linear regressions of the cephalothorax width (CW) and genital papilla length (GPL) for males of *Atlantoscia floridana* (van Name). Regressions were calculated for all data set (Total) and for data set subdivided at inflection point: $< X$ and $\geq X$, where X = inflection point; n = sample size; r^2 = coefficient of determination; SSR Y = residual sum of squares of y .

| Regression | n | r^2 | Equation | SSR y |
|------------|-----|-------|-------------------------------|----------|
| Total | 110 | 0.92 | GPL = -0.273670 + 0.767481 CW | 0.228668 |
| $< X$ | 26 | 0.99 | GPL = -1.070724 + 1.895342 CW | 0.003013 |
| $\geq X$ | 84 | 0.96 | GPL = -0.054866 + 0.568092 CW | 0.022483 |

CAPÍTULO 5

**A field study on the growth curve of
Atlantoscia floridana (van Name, 1940)
(Crustacea, Isopoda, Oniscidea)
in a Brazilian Restinga Forest**

**A field study on the growth curve of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940)
(Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in a Brazilian Restinga Forest**

Paula Beatriz Araujo ¹

Caroline G. Lopes

Georgina Bond-Buckup

-Departamento de Zoologia, PPG Biologia Animal, Instituto de Biociências,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9.500 prédio 43435,
CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil, e-mail: pbaraujo@portoweb.com.br

1- Corresponding author.

Summary

The terrestrial isopod *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) is known to occur in the U.S.A. (Florida), Brazil and Argentina. In the southernmost Brazilian State, Rio Grande do Sul, the species is recorded in many localities, in urban and in non-urban areas. In this paper we present the growth curve of *Atlantoscia floridana* based on field data. The specimens were sampled from APR/00 to OCT/01 at the Reserva Biológica do Lami (RBL), Rio Grande do Sul. Captured individuals were sexed and had their cephalothorax width measured, with the data analyzed with von Bertalanffy's model. The growth curves for males and females are described, respectively, by the equations: $W_t = 1.303 [1 - e^{-0.00941 (t + 50.37)}]$ and $W_t = 1.682 [1 - e^{-0.00575 (t + 59.13)}]$. The curves showed differential growth between the sexes, where females reach a higher W_∞ with a slower growth rate. Based on growth curve it was also possible to estimate life expectancy for males and females.

Key words: Isopoda, Oniscidea, *Atlantoscia floridana*, growth curve, Southern Brazil.

Introduction

The genus *Atlantoscia* Ferrara and Taiti, 1984, includes the species *A. floridana* (van Name, 1940) and *A. rubromarginata* Araujo & Leistikow 1999. The latter species has only one known record, in Sergipe State, Northeastern Brazil, where it is found in litter and bromeliads in the Atlantic Forest (Araujo & Leistikow 1999). On the other hand, *A. floridana* occurs in U.S.A. (Florida), Brazil (especially in the coastal States and Trindade and Abrolhos islands), Argentina, and Ascension and Santa Helena islands (Ferrara & Taiti 1981; Lemos de Castro 1985; Leistikow & Wägele 1999). In the Southernmost Brazilian State, Rio Grande do Sul, the species is recorded in many localities, in urban and in non-urban areas, where it can also be found in litter and bromeliads (Araujo et al. 1996). Despite being a common and abundant species in Brazil, there is no information on its ecology. However, important studies have been developed for other species, e.g. *Philoscia muscorum* Scopoli, 1763 (Sutton 1968; 1970; Sunderland et al. 1976) and *Burmoniscus ocellatus* (Verhoeff, 1928) (Ma et al 1991).

Von Bertalanffy's growth curve (von Bertalanffy 1938), although commonly used for fishes (Santos 1978) and for a variety of crustaceans, especially decapods (Fontoura 1989; Valenti et al. 1994; Barros & Fontoura 1996; Bueno et al. 2000) has rarely been used for terrestrial isopods. McQueen & Carnio (1974) studied the growth of *Porcellio spinicornis* Say, 1818 using von Bertalanffy's model, reformulated to consider growth measured in terms of weight. Based on laboratory data Haddad & Verani (1984) presented figures on the body length growth of *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833), a native South American species.

The Reserva Biológica do Lami is a mosaic of different habitats, including restinga forests, sandy plains, dry and wet grasslands, wetlands with shrub or herb

layers and *Juncus*-dominated shoreline vegetation. Four species of terrestrial isopods have been recorded occurring especially in the areas of restinga forest: *Balloniscus sellowii*, *Neotroponiscus daguerrei* (Giambiagi de Calabrese, 1939), *Trichorhina argentina*, Vandel 1963, and *A. floridana*, which is the most abundant.

Since terrestrial isopods are, in general, beneficial because of their role in enhancing nutrient cycling (Paoletti & Hassal 1999) and also because they are a food source for a wide range of other invertebrates and vertebrates, specific knowledge on their biology in a reserve area is also an important tool for ecological monitoring and conservation. In this paper we present the growth curve of *A. floridana* based on field data.

Materials and Methods

The study was carried out in Reserva Biológica do Lami (RBL), within the area of Porto Alegre City (30°15' S 51°05' W), Rio Grande do Sul State, Brazil (Fig. 1). The total area of the Reserve comprises 200.6 ha. According to Meira & Porto (1998) the characteristic vegetation is restinga forest, from 5 to 10 m tall, with orchids and bromeliads as epiphytes, along with cactuses and the endemic gymnosperm *Ephedra tweediana* Fish and C.A. Mey. Grass and sparsely distributed herbs cover the soil and minimize temperature variation when compared to uncovered areas.

Samples of leaf litter were taken monthly, from April/00 to October/01, along a footpath on a restinga forest area of approximately 12 x 66 m. Samples were transported in a plastic bag to the laboratory, where specimens of *A. floridana* were hand searched. After that, the field samples were further sorted out with a Berlese Funnel working for more than 72 hours, to extract the remaining specimens.

The animals were separated by sex and stage of sex differentiation (adults and manca). Following Sutton (1968), instead of the body length the cephalothorax-width of the animals extracted was taken, using a stereomicroscope Zeiss Stemi V8 with a micrometer eyepiece. The measurements refer to the greatest width in the horizontal plane of the animal, in dorsal view at the level of the eyes, including the eyes (Sunderland et al. 1976).

The growth of males and females was estimated separately from the displacement of the monthly modes from the frequency distribution by class interval of cephalothorax width. For both males and females a size of 0.488 mm was used as the mean size of manca II (M II), the second stage after birth (see discussion). All the intramarsupial mancas released by the ovigerous females when put I alcohol after sampling were included, considered as part of the monthly recruitment. All the manca stages belong to the first class interval (figs. 2 and 3), which represents the total number of individuals that cannot be identified as males or females.

The mathematical model used was that of von Bertalanffy (1938):

$W_t = W_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$, where W_t is the mean cephalothorax width, in mm, of the individuals at age t ; W_∞ is the maximum mean cephalothorax width, in mm; k is the parameter related to growth rate; t is the age in days and t_0 is a parameter related with the cephalothorax width at birth.

To calculate W_∞ , k and t_0 , the following equations were used (Fabens 1965):

$$t_0 = k^{-1} \cdot \ln \left[\frac{\sum (W_\infty - W_t) \cdot e^{-(kt)}}{\sum W_\infty \cdot e^{-(2kt)}} \right]$$

$$W_\infty = -a/b$$

$k = -b$; where a and b are parameters of the linear regression transformed by the method of Ford-Walford (Walford 1946).

The growth curve obtained for males and females was linearized (Allen 1976):

$W_t = a - b \cdot r^t$, where: $a = W_\infty$; $b = W_\infty \cdot e^{-kt_0}$; $r \text{ mean} = (e^{-k} \text{ male} + e^{-k} \text{ female}) / 2$

In the transformation the dependent variable was calculated using the data obtained from the growth curves. The linear regressions were compared through ANCOVA, with a confidence interval of 95% (Snedecor & Cochran 1967).

Results and Discussion

The frequency distributions (Figs. 2 and 3) have a high number of modes, and indicate the coexistence of individuals of varying ages. Although the samples were taken in the period between APR/00 and OCT/01, the frequency distributions refer only to periods from which modes could be obtained for males and females, respectively. Analyzing the mode charts in respect to time, it is possible to observe a mode displacement. The modes chosen were those that after the transformation (Walford 1946) had the higher correlation coefficients and also the best approximation with the values of maximum cephalothorax width obtained in nature. Table I shows the monthly modes chosen for the calculation of the growth curve for males and females.

The growth curves obtained for males and females are shown in Figures 4 and 5, respectively. The equations describing the curves are:

$$\text{Males: } W_t = 1.303 [1 - e^{-0.00941(t + 50.37)}]$$

$$\text{Females: } W_t = 1.682 [1 - e^{-0.00575(t + 59.13)}]$$

One of the indications that the curves have a correlation with field data is the calculation of W_t for males and females considering $t = 0$. For both sexes, the values obtained are very close to the average values of M II: 0.492 for males and 0.485 for females. According to Araujo et al. (2003) we opted for using the mean cephalothorax width of M II instead of M I. The M I stage has an approximate duration of 12 hours, a

very different period from the other stages after the first molt (over 9 days). Thus, M I is considered as the final embryonic stage culminating with birth and a molt soon after. Another reason for not using M I is the information in Matsakis (1955) that high temperatures can induce the first molt while still inside the marsupium, with the youth being born as M II, at least in *Porcellio laevis* Latreille, 1804.

Based on the curves it is possible to estimate age from cephalothorax width. Additionally, the curves can help understanding the sexual dimorphism of different patterns in the life cycle. In order to compare growth between the sexes, the curves were linearized. Table 2 shows the values used for regressions, shown in Fig. 6. The results are in Table 3, where it can be seen that there are no significant differences in homogeneity variance, since $F_s^2 < F_{0.05, gl 7,7}$. On the other hand, there are significant differences between intercepts, since $F_a > F_{0.05, gl 1,14}$, and between slopes, $F_b > F_{0.05, gl 1,15}$. There is, therefore, differential growth between the sexes, which indicates that growth in males and females must be treated separately. Females reach a higher W_∞ than males, however with a slower growth rate. If, on one side, females grow more slowly, on the other they grow more, which can be seen as an advantage in reproductive terms, since they are responsible for incubating the eggs in the marsupium. The largest male found in the population during the sampled period had a cephalothorax width of 1.30 mm (sampled in October/2000), which corresponds to a value close to $W_\infty = 1.303$. This suggests that male life expectancy exceeds 600 days (approximately one and a half years), when they reach the average maximum cephalothorax width. The largest female found had 1.68 mm of cephalothorax width (ovigerous female sampled in May/2001). This value is also close to $W_\infty = 1.682$, which confers the females a life expectancy above two years and four months, according to the growth curve obtained. Such longevity is very close to the average longevity known for other species, for example,

Trichoniscus pygmaeus Sars, 1899 and *T. pusillus* (Brandt, 1833) – 2 years, *Philoscia muscorum* – 2 years and three months, *Porcellio scaber* Latreille, 1804– 3 years and *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804)– 3.5 years (data summarized in Sutton et al. 1984). In contrast, there are species with shorter longevity, like *Hemilepistus reaumuri* (Audouin & Savigny, 1826)– 1 year, or larger longevity, like *Armadillo officinalis* Dumeril, 1816– 9 years (data summarized in Warburg 1993).

Other authors have treated the differential growth of males and females. Haddad & Verani (1984) verified a difference in growth from the curves obtained for *B. sellowii*. In this case, males also reach smaller sizes with a higher growth rate. A differential treatment was also given to the growth of *Philoscia muscorum* by Sutton (1970) and Sunderland et al. (1976), with the latter observing groups with faster or slower growth in each sex. Based on these information we investigated the possibility of more than one growth curve, making clear, for example, differences in growth rate among seasons of the year. Both for males and females only one growth curve was found. If there were more than one curve, clear differences could show up on the first months of post-embryonary development, since Haddad & Verani (1984) found different growth patterns for *B. sellowii* reared in laboratory at room temperature in a region where seasons are marked (Brazil, Curitiba: 25°25' S 49°15' W). On the other hand, seasonal curves could be obtained from laboratory experiments with variable temperatures. Haddad (1984) conducted laboratory experiments comparing the average time of molting for *B. sellowii* at constant temperatures (25°C ± 1) against variable temperatures, related to natural conditions (a natural range of 13°C to 28°C). The results show that animals raised on variable temperatures have longer stages during the winter, when the molt frequency is lower. Growth in constant temperatures was uniform. Thus, the growth curves of *A. floridana* obtained from field data describe rates and average

stage durations. The generality of the pattern compensates for the seasonal variation, since longevity exceeds one year and all individuals in the population are subjected to the same environmental conditions. During the first year of the sampling period the soil and litter temperature were recorded along the sampling points. The lower temperatures were at about 7°C (soil) and 6°C (litter) in July; the higher temperatures oscillated at about 25°C (soil) and 28°C (litter) in March; the average soil temperature was of 18.8°C and the average litter temperature of 20.9°C. The work by Nair (1998) with *Pocellio scaber* Latreille, 1804, in Libya, conducted for 50 weeks illustrates this interpretation. The author followed the growth of a group born during the warmer months and another born during the colder ones. A differential growth was found among groups according to temperature, with a slower growth rate for both groups during colder months, irrespective of development stage, and a faster growth rate during warmer months. At the end of the period, both groups reached similar body sizes.

The most frequent widths for males are between 0.72 and 1.04 mm, with a maximum frequency for the 0.88 mm class. In females, most frequent widths were between 0.64 and 1.32 mm, with a maximum frequency for the 0.64 mm class. For both sexes there is a strong reduction in the frequencies in the larger classes, in males from the 1.12 mm class on and in females from the 1.48 mm class on, which can be a result of mortality in classes corresponding to older individuals. At no time during the sampling period it was possible to observe anything similar to the phenomenon described by Warburg (1993) of population explosion and migration, with the low number of older individuals probably related to mortality but not to emigration.

Conclusion

The growth curve serves as a reference, supplying information on the growth rate, maximum size attained and the age this size is reached; based on those, the populations could be subject to periodic diagnoses. This kind of information is important in monitoring studies of bioindicator species, not only in terms of abundance levels (Paoletti & Hassall 1999) but also as a form of accessing the impact of contamination levels on animal growth. Furthermore, we can obtain additional information on growth since it can also be affected by a variety of sources. This is particularly important in reserve areas in order to identify the components that are influencing the populations at a specific time. *A. floridana* is the most common isopod species in the Reserva Biológica do Lami. It certainly plays an important role not only as part of soil nutrient cycle but also as prey for different animals, particularly vertebrates. Thus, the knowledge on the population ecology of the isopod species can offer information for monitoring the area as a whole.

Acknowledgements

The authors wish to thank the Secretaria Municipal do Meio Ambiente (SMAM), especially M.Sc. Rodrigo C. Printes for allowing and supporting our research in the Reserva Biológica do Lami, Aline F. de Quadros and Minnelise M. Augusto for help on fieldwork, M.Sc. Clarissa K. Noro and Dr. Aldo M. de Araujo for discussion, Dr. Ludwig Buckup for criticism and suggestions and to the PPG-Biologia Animal and PROPESQ-UFRGS for financial support. Contribution n° 386 Department of Zoology.

References

- Allen, R.L. (1976) Method for comparing fish growth curves. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 10, 687 - 692.
- Araujo, P.B., Leistikow, A. (1999) Philosciids with pleopodal lungs from Brazil, with description of a new species. *Contributions to Zoology* 68, 109-141.
- Araujo, P.B., Augusto, M.M., Bond-Buckup, G. 2003. Postmarsupial development of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the manca stages, *Journal of Natural History* (in press).
- Araujo, P.B., Buckup, L., Bond-Buckup, G. (1996) Isópodos terrestres de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Crustacea, Oniscidea). *Iheringia* 81, 111-138.
- Barros, M.P., Fontoura, N.F. (1996) Crescimento de *Potimirim glabra* (Kingsley 1878) (Crustacea, Decapoda, Atyidae) na Praia da Vigia, Garopaba, Santa Catarina, Brasil. *Nauplius* 4, 11-28.
- Bueno, A.A.P., Bond-Buckup, G., Buckup, L. (2000) Crescimento de *Aegla platensis* Schmitt em ambiente natural (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 17, 51-60.
- Fabens, A.J. (1965) Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth* 29, 265-289.
- Ferrara, F., Taiti, S. (1981) Terrestrial isopods from Ascension Island. *Monitore Zoologico Italiano (N.S.) (Suppl.)* 14, 189-198.
- Fontoura, N.F. (1989) Crescimento de *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). *Revista Brasileira de Biologia* 49, 897-909.
- Haddad, M.A. (1984) Estádios do desenvolvimento pós-marsupial de *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833) (Isopoda, Oniscoidea). *Dusenica* 13, 135-143.
- Haddad, M.A., Verani, L.C. (1984) Crescimento pós-marsupial de *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833) (Isopoda, Oniscoidea). *Dusenica* 14, 197-209.

- Leistikow, A., Wägele, J.W. (1999) Checklist of the terrestrial isopods of the new world (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *Revista Brasileira de Zoologia* 16 (1), 1- 71.
- Lemos de Castro, A. (1985) Considerações sobre *Atlantoscia alceui* Ferrara & Taiti, 1981(Isopoda, Oniscoidea, Philosciidae). *Revista Brasileira de Biologia* 45, 417- 422.
- Ma, H.H.T., Lam, P.K.S., Dudgeon, D. (1991) Inter and intraspecific variation in the life histories of three sympatric isopods in a Hong Kong forest. *Journal of Zoology* 224, 677-687.
- Matsakis, J. (1955). Contribution a l'étude du développement postembryonnaire et de la croissance des Oniscoides. *Bulletin de la Société Zoologique de la France* 80, 52-65.
- McQueen, D.J., Carnio, J.S. (1974) A laboratory study of the effects of some climatic factor on the demography of the terrestrial isopod *Porcellio spinicornis* Say. *Canadian Journal of Zoology* 52, 599-611
- Meira, J.R., Porto, M.L. (1998) Reserva Biológica do Lami: a vida na beira do lago. In: Menegat, R. (coord. geral), *Atlas Ambiental de Porto Alegre*. Editora Universidade/UFRGS, Porto Alegre, Brazil.
- Nair, G.A. (1998) Reproductive and population biology of *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscidea) in Benghazi, Lybia. *Israel Journal of Zoology* 44, 399-412.
- Paoletti, M. G., Hassall, M. (1999) Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators. *Agriculture Ecosystem & Environment* 74, 157-165.
- Santos, E.P. (1978) *Dinâmica de populações aplicada à pesca e piscicultura*. São Paulo, HUCITEC/EDUSP.
- Snedecor, C.L., Cochran, W.G. (1967) *Statistical Method*. Ames, The Iowa State University Press, 6th edition.

- Sutton, S.L. (1968) The population dynamics of *Trichoniscus pusillus* and *Philoscia muscorum* (Crustacea: Oniscoidea) in limestone grassland. *Journal of Animal Ecology* 37, 425-444.
- Sutton, S.L. (1970) Growth patterns in *Trichoniscus pusillus* and *Philoscia muscorum* (Crustacea:Oniscoidea). *Pedobiologia* 10, 434-441.
- Sutton, S.L., Hassall, M., Willows, R., Davis, R.C., Grundy, A., Sunderland, K.D. (1984) Life histories of terrestrial isopods: a study of intra- and interespecific variation. In: Sutton, S.L., Holdich, D.M., (eds), *The biology of terrestrial isopods. Symposium of the Zoological Society of London* 53, 269-294.
- Sunderland, K.D., Hassall, M., Sutton, S.L. (1976) The population dynamics of *Philoscia muscorum* (Crustacea: Oniscoidea) in a dune grassland ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 45, 487-506.
- Valenti, W.C., Mello, J.T.C., Lobão, V.L. (1994) Maturation and growth curves of *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). From Ribeira do Iguape River, southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 11, 649-658.
- von Bertalanffy, L. (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws). *Human Biology* 10, 181-213.
- Walford, L.A. (1946) A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin* 90, 141-147.
- Warburg, M.R. (1993) *Evolutionary Biology of Land Isopods*. Springer-Verlag, Berlin.



Fig. 1. Map of Rio Grande do Sul showing the Reserva Biológica do Lami (RBL), the site of sampling.

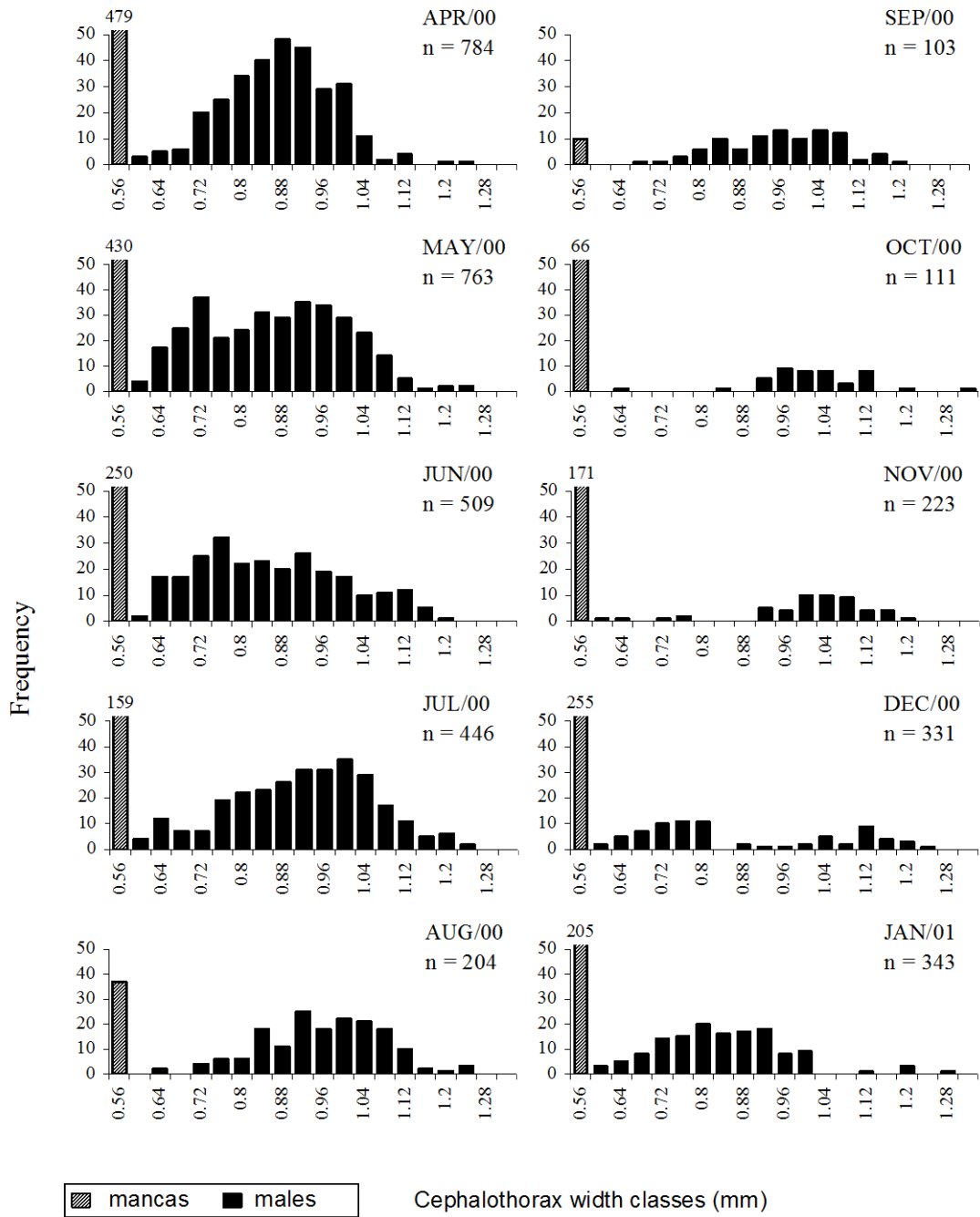


Fig. 2. *Atlantoscia floridana* (van Name), males. Frequency distribution of the cephalothorax width (mm) from APR/00 to JAN/01. Values in the abscissa are the upper limit of each class interval.

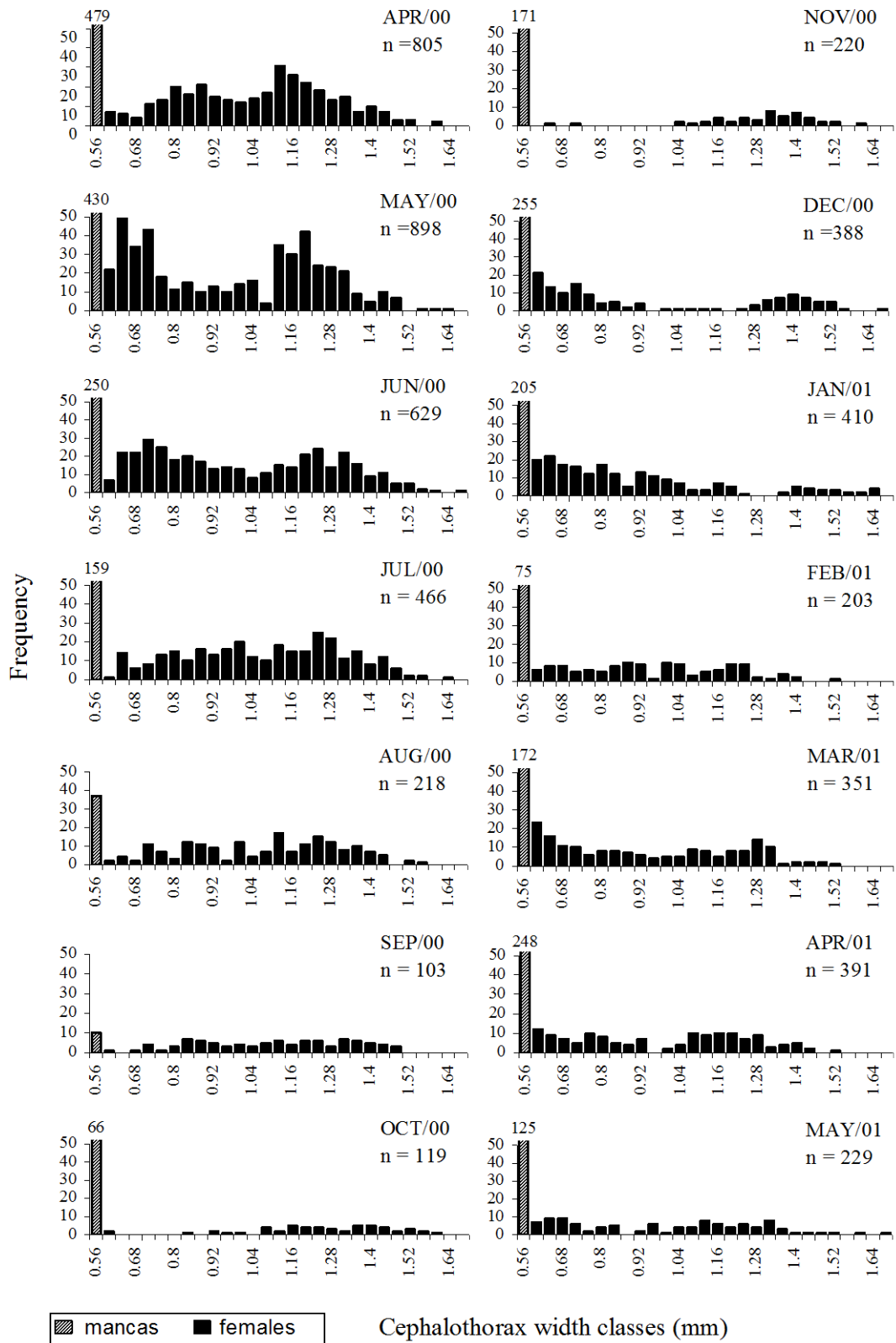


Fig. 3. *Atlantoscia floridana* (van Name), females. Frequency distribution of the cephalothorax width (mm) from APR/00 to MAY/01. Values in the abscissa are the upper limit of each class interval.

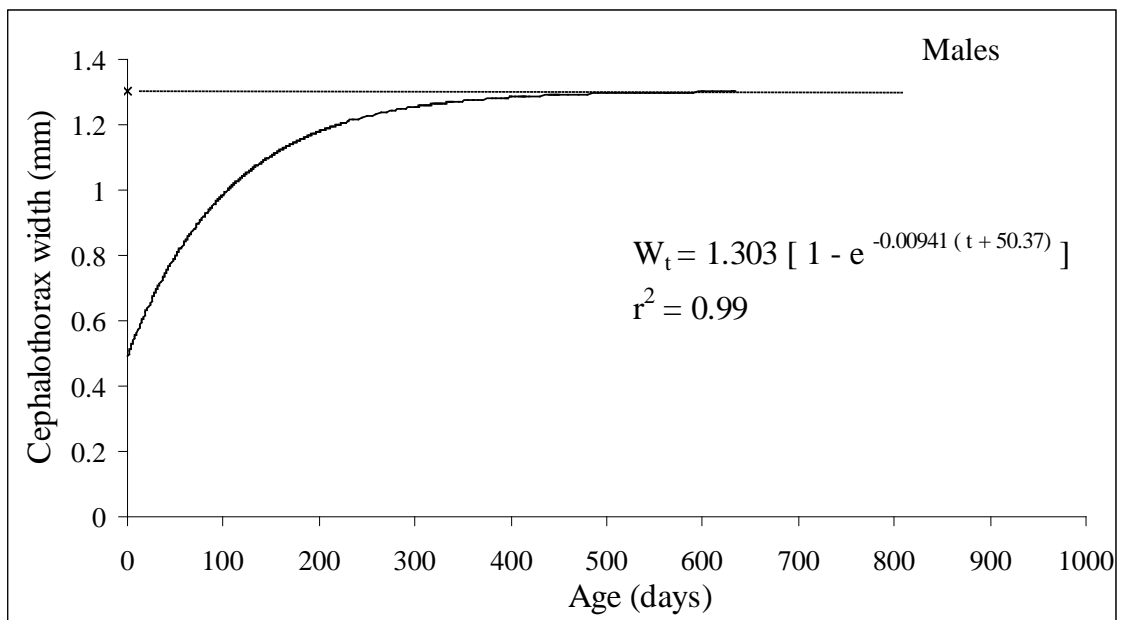


Fig. 4. *Atlantoscia floridana* (van Name), males. Growth curve of cephalothorax width. W_t represents the cephalothorax width (mm) of the individuals in time t , W_∞ is the cephalothorax maximum mean and t is the age (days). Coefficient of determination from the transformed regression, according to Ford-Walford method (Walford 1946).

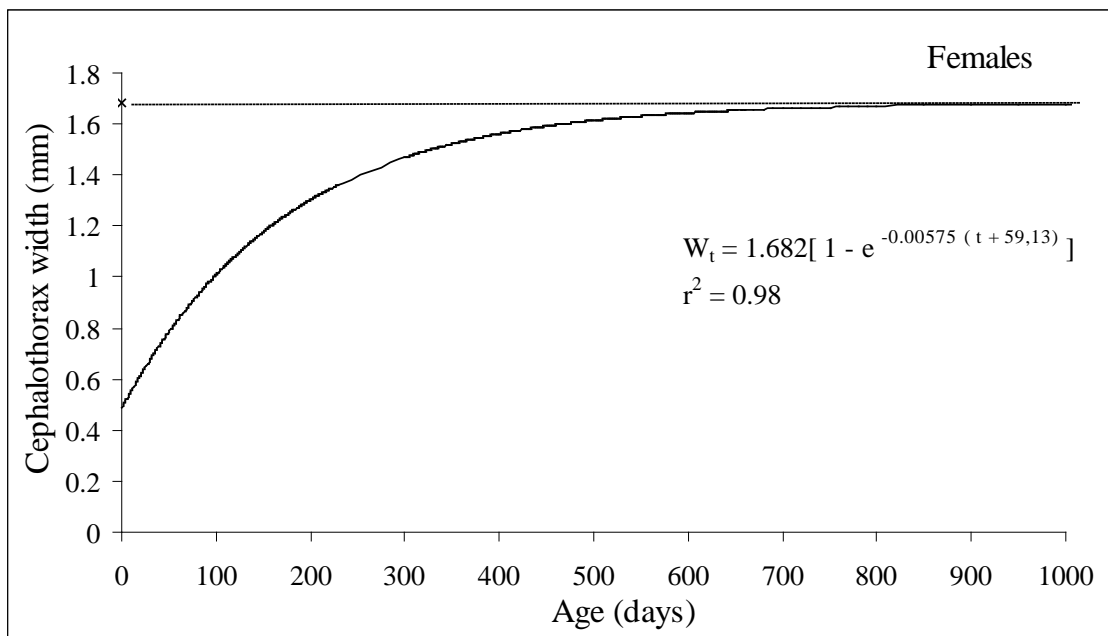


Fig. 5. *Atlantoscia floridana* (van Name), females. Growth curve of cephalothorax width. W_t represents the cephalothorax width (mm) of the individuals in time t , W_∞ is the cephalothorax maximum mean and t is the age (days). Coefficient of determination from the transformed regression according to Ford-Walford method (Walford 1946).

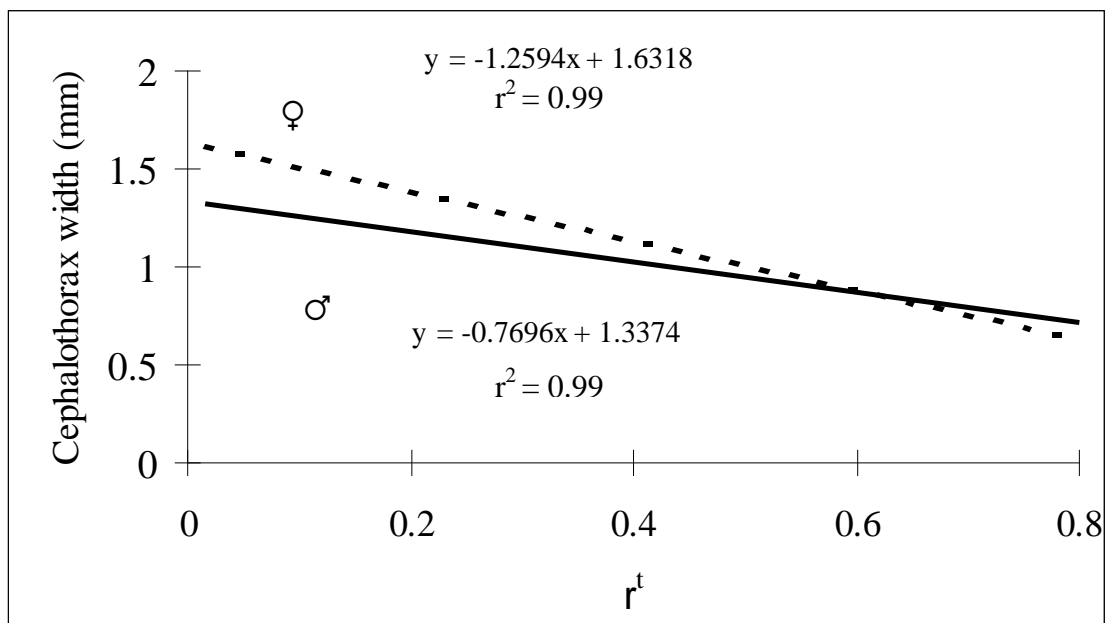


Fig 6. *Atlantoscia floridana* (van Name), males and females. Linearized regression (Allen's (1976) method) of the cephalothorax width (mm) in relation to transformed age (r^t)

Table 1. *Atlantoscia floridana* (van Name) collected in Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, RS, from APR/00 to MAY/01. Mode values, from which the growth curves of both, males and females, were calculated.

| | 2000 | | | | | 2001 | | |
|---------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | APR | MAY | JUL | SEP | NOV | JAN | FEB | MAY |
| Males | 0.488* | 0.696 | 0.976 | 1.136 | - | 1.260 | - | - |
| Females | 0.488* | 0.691 | 0.973 | - | 1.383 | - | 1.500 | 1.580 |

* Mean of cephalothorax width of M II

Table 2. *Atlantoscia floridana* (van Name) collected in Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, RS, from APR/00 to MAY/01. Values of cephalothorax width (mm) and r^t used to linearize the growth curve of males and females according to Allen's (1976) method.

| Age (days) | r^t | Cephalothorax width (mm) | |
|------------|--------|--------------------------|---------|
| | | Males | Females |
| 30 | 0.7975 | 0.691 | 0.674 |
| 90 | 0.5125 | 0.955 | 0.968 |
| 120 | 0.4124 | 1.041 | 1.081 |
| 180 | 0.2695 | 1.153 | 1.256 |
| 210 | 0.2188 | 1.200 | 1.324 |
| 365 | 0.0775 | 1.276 | 1.535 |
| 430 | 0.0509 | 1.288 | 1.581 |
| 550 | 0.0327 | 1.295 | 1.614 |
| 600 | 0.0176 | 1.299 | 1.644 |

Table 3. *Atlantoscia floridana* (van Name) collected in Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, RS, from APR/00 to MAY/01. Comparison between linear regressions of cephalothorax width (mm) and age (days), for males and females. F (s^2): comparison between residual variances; F (a) comparison between intercepts; F (b) comparison between slopes.

| Sex | F (s^2) | F(a) | F (b) |
|-------------|-------------|------------|-----------|
| Male/Female | F (1.87) NS | F (22.87)* | F(79.54)* |

* $p < 0.05$

CAPÍTULO 6

**Population and breeding biology of
Atlantoscia floridana (van Name, 1940)
(Crustacea, Isopoda, Oniscidea)
in Southern Brazil**

Population structure and breeding biology of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940)
(Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in Southern Brazil”

PAULA BEATRIZ ARAUJO¹ and GEORGINA BOND-BUCKUP

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, PPG
Biologia Animal, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
Av. Bento Gonçalves, 9.500 prédio 43435, CEP 91501-970,
Porto Alegre, RS, Brazil
e-mail: pbaraujo@portoweb.com.br

Running title: Population biology of *Atlantoscia floridana*.

1 - Corresponding author.

ARTIGO A SER SUBMETIDO: JOURNAL OF NATURAL HISTORY

Data on population structure and reproduction of *Atlantoscia floridana*, one of the most common species of terrestrial isopods in the restinga forests of Rio Grande do Sul State, Brazil, were obtained during 2000 and 2001. A total of 7,833 individuals were sampled along a period of 19 months. Of these, 2,792 were males, 3,400 females and 1,691 were manca. There was a significant difference between the size of both, males and females collected in 2000 and 2001, which had a smaller average size on the second year because of an absence of individuals on the larger size classes. Population density varied along the seasons; the minimum population was 131 individuals, the maximum 1,040 and the average 450 m⁻². The operational sex ratio favoured males and showed no changes with season. Based on the presence of ovigerous and post-ovigerous females throughout the year, reproduction is considered continuous. However, the reproduction peak occurs during autumn and spring. Ovigerous females were measured (CW=cephalothorax width) and the number of eggs was counted. Fecundity (F) varied from 5 to 23 eggs ($\bar{x}=11.18\pm 3.64$) per female, and was expressed by the regression $F=-18.48+22.59 CW$, with the female cephalothorax width varying from 1.04 to 1.68 mm. Marsupial mortality was only 0.91% and egg production in spring was 588 m⁻² and during autumn, 660 m⁻². Recruitment occurs in all months and eggs, embryos and marsupial manca are also present all year round. *Atlantoscia floridana* is the dominant species among terrestrial isopods in the study area, the most remarkable characteristic being its reproductive investment.

Key words. Terrestrial isopods; *Atlantoscia floridana*; population structure; reproduction; Brazil.

Introduction

Terrestrial isopods represent a significant portion of the soil fauna, where they play an important role in the processes of decomposition and nutrient recycling (Paoletti and Hassall, 1999). Investigations on aspects of the population structure and reproductive biology of several species have been carried out in many countries.

About 20 species of terrestrial isopods were studied in their population dynamics (Ma *et al.*, 1991; Warburg and Cohen, 1992; Nair, 1998). Species with worldwide distribution, as for example Armadillidium vulgare (Latreille, 1804), have been studied in different environments in the United States (Paris and Pitelka, 1962, Lawlor, 1974), in England (Al-Dabbag and Block, 1981) and in Italy (Caruso and Brandmayr, 1983). Among the other species are Trichoniscus pusillus Brandt, 1833 and Philoscia muscorum Scopoli, 1793 (Sutton, 1968; Sunderland, *et al.*, 1976), Ligia oceanica Linnaeus, 1767 (Willows, 1984), Armadillo officinalis Duméril, 1816 (Warburg and Cohen, 1992; Al Jetlawi and Nair, 1994), Trachelipus nodulosus (C.L. Koch, 1838) (Hornung, 1984; 1989), T. rathkei Brandt, 1833 (Farkas, 1998), Porcellio laevis Latreille, 1804 (Nair, 1984), P. scaber Latreille, 1804 (Nair, 1998) and Hemilepistus reaumuri (Audouin and Savigny, 1826) (Shachak and Yair, 1984).

Reproduction in terrestrial isopods depends on habitat conditions and in most of the species it occurs over a determined period, as well as does the parturial molt in females (Madhavan and Shribbs, 1981), since both temperature and photoperiod can influence reproduction in this group (Mocquard *et al.*, 1989; Hornung and Warburg, 1993). This influence is clear in cases of seasonal reproduction, characteristic of many species (Nair, 1984; Warburg and Cohen, 1993; Warburg, 1995; Medini *et al.*, 2000).

There are species that, in laboratory conditions, differ from the natural pattern and show continued reproduction, as for example, *P. olivieri* (Audouin, 1825), *Agabiformius obtusus* Budde-Lund, 1909 (Warburg, 1995) and *P. laevis* (Warburg et al., 2001). On the other hand, species with worldwide distribution can vary in terms of the reproductive pattern. *Porcellionides pruinosus* (Brandt, 1833) can have seasonal reproduction (Achouri and Charfi-Cheikhroua, 2001) as well as continued reproduction, even in temperate regions (Juchault et al., 1985).

In spite of about 120 recorded species of terrestrial isopods in Brazil (Leistikow and Wägele, 1998; Souza-Kury, 1998), no studies on the population ecology and reproduction of any of these species have been conducted. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) is one of the most common species inhabiting restinga forests in Rio Grande do Sul State, southern Brazil. It was recently redescribed by Araujo and Leistikow (1999) as well as Leistikow and Araujo (2001) provided a morphological description of its respiratory organs. Aspects of its post-embryonic development have been reported by Araujo et al. (2003), where they describe the three manca stages, whilst Araujo et al. (submitted) provide information on juvenile development, describing sexual differentiation and establishing age and size at onset of sexual maturity for males and females. From field data, Araujo et al. (submitted) present a growth curve for both sexes, including life expectancy.

In order to provide more information on the biology of *A. floridana*, the present study focuses on its population structure and reproductive biology using samples taken from the Reserva Biológica do Lami (RBL), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

Material and Methods

The sampling was done in the Reserva Biológica do Lami (RBL), outside the urban area of Porto Alegre city (30°15' S 51°05'W), Rio Grande do Sul State, southern Brazil (a map and more detailed information on the study site can be found in Araujo et al., submitted). Samples of leaf litter were taken monthly, from April 2000 to October 2001 along a footpath on a patch of restinga forest approximately 12 m wide by 66 m long. In order to maintain randomness in choosing sampling points, the path was divided on each of its sides in 6 m intervals. An initial draw was done to decide which side would be sampled first, and after that the other points alternated between both sides. With the help of a die, at each point two rolls determined the sampling site by giving distances in meters, one transversal and the other parallel to the path. For example, a no. 5 means five meters ahead from the path and a following no. 2 means two meters to the side. At each sampling site the same procedure was repeated, so that 11 points were sampled, five on one side and six on the other, alternately for each month. The sampling area corresponded to a circle with 30 cm diameter and was established based on Sunderland et al. (1976). Samples were transported to the laboratory in plastic bags, where specimens of A. floridana were hand searched. After that, the field samples were further sorted out with a Berlese Funnel working for more than 72 hours to extract the remaining specimens.

The animals were separated by sex and sex differentiation stages (adults and mancas). Three types of ovigerous females were recognized: females with eggs (EG), females with embryos (EM) and females with mancas (M). Eggs were identified when possible to see the amount of yolk and segmentation. Eggs with segmentation were included in the embryo category, further classified from an initial to an advanced stage.

Mancas were classified as such when, even in the marsupium, the pereopods and antennae were already free. This classification was based on Ma et al. (1991) where EG corresponds to stages 0, 1 e 2, EM to stages 3 and 4, and M to stage 5. Post-ovigerous females were also separated, having empty marsupia indicating previous birth of offspring. Measurements were taken according to Araujo et al. (submitted).

The differences in size for individuals of both sexes between the two years of sampling were tested through the Mann-Whitney test after verifying the normality of the data distribution using a Kolmogorov-Smirnov test. To test the statistical significance of the density change between years, data were transformed to $\log_{10}(n+1)$ to solve the problem caused by aggregation, as done in Sunderland et al., 1974. Transformed data were grouped in three-month blocks and tested by ANOVA, followed by comparison of means using the Student-Newman-Keuls (SNK) test (Sokal and Rohlf, 1969). In all density calculations the mancas were excluded, and treated separately.

The operational sex ratio (OSR) is based on the rate of males and females that are apt to reproduce at a given time (Emelen and Oring, 1977). To identify the existence of significant differences between the proportion of each sex we employed a χ^2 test ($\alpha=0.05$), using the OSR for each month and for all samples.

The relationship between the number of eggs (fecundity) and the cephalothorax width is described by the equation: $F = a + bCW$, where F is fecundity and CW is cephalothorax width. A comparison among regressions between cephalothorax width and the number of EG/EM/M was done through ANCOVA (Snedecor and Cochran, 1973). Data on fecundity were separated in groups of four months beginning in June 2000 and the ANOVA, followed by Tukey multiple tests. The same procedure was used for the fecundity analysis, separating females by cephalothorax width class intervals for

the different seasons. Mortality in the marsupium was determined through a counting of embryos in EM females, with special attention paid to undeveloped eggs. Ovigerous females were kept in the laboratory (under the same conditions explained in Araujo *et al.*, 2003), so as to observe the incubation period. To calculate egg production, Sutton's formula (1968) was used:

$$\text{Embryo production} = \frac{\text{Embryo standing crop} \times \text{Sampling interval}}{\text{Development time}}$$

The degree of correlation between the frequency of ovigerous and post-ovigerous females and soil and litter temperature and between density and litter humidity was tested using a Pearson correlation.

For each sampling point the temperatures on the soil surface and on the litter were registered. Samples of soil and litter were done from April 2000 to March 2001 to analyse relative humidity, which was done at the Centro de Ecologia - UFRGS. Values presented here refer to the averages of the points in each sampling date. Samples were always done during the period between 9:00 and 11:30 AM. Information on air temperature and relative humidity were supplied by the management of RBL. Information on the photoperiod was based on Livi (1998).

Results

Climatic conditions.

At the study area, during all the sampling period, soil temperature varied from 7.5 to 24.6, with an average of 17.5° C. Litter temperature oscillated between 7.0 and

28.0° C with an average of 19.7° C. The average minimum air temperature varied from 5.4° C to 21.8° C and the maximum, from 21.3° C to 33.8° C (figure 1). Air relative humidity showed little variation: from 68.9 to 88.8% (figure 2). In the litter, relative humidity was higher from June to October, when it reached approximately 70%. In the soil, relative humidity was low for all months, with the maximum reaching approximately 20%.

Population characteristics

A total of 7,833 individuals were sampled during a period of 19 months. Of these, 2,792 were males, 3,400 females and 1,691 manca. The range of the cephalothorax width for males and females is shown on table 1. There was a significant difference in size between males and females collected in 2000 and 2001 ($p < 0.001$). From the figure 3 it can be seen that males had a unimodal distribution, including juvenile forms. Females, overall, had a bimodal distribution, showing a clear distinction between juvenile and adults. The histogram shows a prevalence of males between sizes from 0.78 to 1.02 mm and of non-ovigerous females on classes between 1.02 and 1.26mm. Ovigerous and post-ovigerous females reached the largest sizes ($\bar{x} = 1.3 \pm 0.13$); they are more frequently found on classes between 1.15 and 1.44 mm of cephalothorax width.

Figure 4 shows the variation on the average density of males, non-ovigerous females and ovigerous and post-ovigerous females along the months sampled. There were no correlations either between density and litter relative humidity ($r = 0.06$, $p = 0.86$) nor between density and litter temperature ($r = -0.16$, $p = 0.51$). Although there are no detected correlations, in 2000 male and non-ovigerous female density decreased intensely during months of low temperatures and high humidity on the litter. On the

following year this decreasing was not as strong, and density was not as high in April and May as in the previous year. Comparatively, ovigerous and post-ovigerous females occur in low densities, which oscillate from warmer to colder months. The average density of males and ovigerous and post-ovigerous and non-ovigerous females showed significant variation (figure 5), being lower from October to December 2000, although in the previous year the low number of individuals was already present in the winter months (ANOVA, $p \leq 0.0001$; SNK $\alpha = 0.05$). Table 2 shows the average density by (three monthly) sampling periods, with 95% CL. All k values (dispersion coefficient) were higher than 1. Mancas were excluded from this analysis because mortality during this stage is very high. The minimum density was of 131, the maximum 1,040 m^{-2} and the average 450 m^{-2} .

At the beginning of winter 2000 the population had individuals in all size classes (figure 6). For both sexes the frequency of juveniles was high. At the end of the winter, juveniles were less frequent, although recruiting (mancas) was high for almost all periods. In spring, juveniles practically disappeared, with mostly large adults, males and females, being found. In the beginning of summer, a considerable increase in the number of juveniles could already be seen, a low occurrence of large males, but a high occurrence of large females. At the end of summer the adult males became more frequent and a higher number of non-ovigerous females could be seen. In autumn all classes were again represented, although in lower numbers when compared to summer, and there was also a number of large ovigerous and post-ovigerous females, which occurred again at the beginning of winter. From August to October there was again a decrease in all size classes, with large ovigerous and post-ovigerous females relatively frequent.

From the ages estimated following the growth curve presented by Araujo *et al.*,

(submitted), it can be seen that the number of individuals surpassing one year of life is very low. Males more than one year old have a cephalothorax width higher than 1.27 mm and were found only in October 2000 ($n = 1$), January 2001 ($n = 1$) and September 2001 ($n = 1$). Females older than a year have a cephalothorax width higher than 1.52mm and were found during most of the year, totalling 35 individuals. Females surpassing two years, with cephalothoraxes of 1.66 to 1.68mm width were rare and occurred only in June 2000 ($n=1$), December 2000 ($n=1$) and May 2001($n=1$).

Sex ratio

To calculate the OSR the ovigerous females were discarded, since they bear the eggs and are not apt for new copulations until at least the birth of the offspring. In this case, the OSR for all months clearly favoured males, deviating significantly from a 1:1 proportion ($p < 0.05$). Even including post-ovigerous females in the calculation, which are theoretically ready for a new reproductive event only after the moult, males are still in larger numbers, approximately in a proportion of two for each female, excepting October 2000 ($p < 0.05$) (figure 7). Using the total of months, males also outnumbered females by 1:0.4 ($p < 0.001$). The sex ratio in the juveniles shows a different pattern, favouring females by 1:2.2 ($p < 0.01$).

Ovigerous and post-ovigerous females

Ovigerous and post-ovigerous females represented circa 35% of the total of mature females captured. Figure 8 shows that ovigerous and post-ovigerous females occur all year long, with higher frequencies for spring and autumn. The occurrence of ovigerous and post-ovigerous females showed a low positive correlation both with soil temperature ($r = 0.573$, $t_{0.05;17} = 2.88$) and litter temperature ($r = 0.571$, $t_{0.05;17} = 2.87$).

The estimate of the average age of first maturation, which corresponds to 50% of the reproductive females (Vazzoler, 1996), on the other hand, reaches larger sizes, between 1.21 and 1.26 mm (figure 9). Females reach this size with approximately 6 months of age, according to the growth curve in Araujo *et al.* (submitted).

Fecundity and intramarsupial mortality

To estimate fecundity (brood size) females with eggs, embryos and mancas were analysed. The comparison of the regressions between cephalothorax width and the number of EG/EM/M showed that EM x EG and M x EG are significantly different (table 3) and have different determination coefficients: EG= 0.60, EM = 0.51 e M = 0.41. EM or M females having undeveloped eggs were excluded for this analysis. Thus, analyses always involved EG females. The reason why EM and M females had low determination coefficients might be because when in contact with the ethanol females move about too much and expel the marsupial content, especially when this volume is large. It was observed that females with eggs kept their oostegites closed, whilst in other situations this did not happen. The relationship between the number of eggs and cephalothorax width for a total of 288 ovigerous females was: $F = -18.057 + 22.241 CW$ (figure 10). Brood size varied from five to 23 eggs, with an average of 11.18 ± 3.64 eggs. The size at first maturation was estimated through the size of the smallest ovigerous female, 1.04 mm. Thus, the cephalothorax width corresponding to the minimum brood size from the relationship obtained is in the interval between 1.00mm and 1.06mm, corresponding to the size at first maturation.

On average, the largest ovigerous females were registered in spring and part of summer, while the smallest occurred in autumn. The average fecundity followed this trend, being higher in spring and summer and lower at the end of summer and autumn

(figure 11) (ANOVA $p < 0.0001$; SNK $\alpha = 0.05$). Fecundity within the same class intervals did not vary seasonally, except for the sizes between 1.33-1.38, which had lower fecundity during the period from June-September 2000 (table 4).

Mortality in the marsupium was determined through counting of embryos in ovigerous females, observing on the latter the undeveloped eggs. Although these females were excluded from the fecundity analysis, they were used in this case excluding females with *mancas*, which had a higher chance of error in obtaining the real number of individuals. On females with eggs it was impossible to verify mortality. In the whole period of 19 months, 266 females with embryos in the marsupium were analysed, of which nine had undeveloped eggs, corresponding to 3,4%. The total counting of embryos was 2,623 and only 24 non-viable eggs were found. Mortality in the marsupium, therefore, was 0.91% only.

Egg production

The incubation period was observed in six females (kept under temperatures of $20^{\circ}\text{C} \pm 1$) and stayed between 19 and 27 days, with an average of 23 days. Approximately three days after the birth of the offspring some females moulted and became ovigerous again. In these cases, the second brood had a lower number of individuals; importantly, these females were always kept isolated, without contact with males. To calculate egg production the EG females were used and development time was of 23 days. As this refers to development under controlled temperatures, egg production (table 5) was only estimated for spring (excluding September and including December) and autumn, which are the periods of higher fecundity and during which, in the field, temperatures oscillate at about 20°C . Values of egg production presented in table 5 are already corrected for marsupium mortality. Thus, the total estimated eggs

produced in spring was 457, which is equivalent to 588 m⁻². In autumn, production was somewhat higher, totalling 518 eggs or 660 m⁻².

Eggs, Embryos and Mancas: recruitment

The entry of individuals in the population is constant. Recruitment, observed as free mancas (figure 12), occurs in practically all months. A more detailed observation shows that different stages of development are also present in all months, and in high frequencies (figure 13).

Discussion

From one year to the other there was a decrease in the number of individuals, as well as in the average size of both males and females, which were smaller, except for the ovigerous and post-ovigerous females. The smaller male size in the second year is due to the low number of large individuals. Females also had a low number of large individuals, with the larger ones ovigerous and post-ovigerous, thus generating a smaller average size. The average number of individuals collected in each sampling point varied greatly and the high standard errors are characteristic of a population with aggregated individuals. Observations showed that A. floridana is a species characteristic of litter and when found in the soil, individuals stay on the surface. If there is a systematic vertical migration as a form of better standing climatic conditions, it occurs only in the most superficial layers, as observed for some individuals during very cold periods. Sutton (1968) did not observe vertical migration in Philoscia muscorum either. It is known that the aggregated distribution pattern makes it harder to identify the absolute density (Sunderland et al., 1976). However, increasing the sampling area or even increasing the number of samples still give high standard errors (Sutton, 1968;

Sunderland *et al.*, 1976). In the case of species showing vertical migration, mostly as a form of escaping dryer conditions, this behaviour is responsible for the difficulty in estimating density (Paris and Pitelka, 1962). The population density in terrestrial isopods varies according to the species and the environment where the study is developed. Paris and Pitelka (1962) and Al-Dabbag and Block (1981) found densities of 500 individuals m^{-2} in the United States and between 200 and 1000 m^{-2} in England, respectively. In two different environments in England *P. muscorum* had 40 to 265 m^{-2} (Sutton, 1968) and from 88 to 1,037 m^{-2} (Sunderland *et al.*, 1976). Ma *et al.* (1991) working in two different environments in Hong Kong found average densities from 35 to 114 m^{-2} for *Burmoniscus ocellatus* (Verhoeff, 1928), 16 to 147 m^{-2} for *Formosillo raffaelei* (Arcangeli, 1927) and 98 to 104 m^{-2} for *Orodillo maculatus* Arcangeli, 1952. The average population density of *A. floridana* varied during the study period from 131 to 1,040 m^{-2} , showing a density similar to that of *P. muscorum* presented by Sunderland *et al.* (1976). In the Reserva Biológica do Lami it was the dominant species. *Trichorhina tomentosa* Vandel, 1963 and *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833) were not registered for all months and when found had a relatively low number of individuals.

In *A. floridana* a density pattern associated to the climatic characteristics of the region, especially regarding temperature and humidity can be clearly seen. Younger individuals, especially manca, seem to be unable to resist the cold and rains, characteristic of July to September (Livi, 1998). During this period, the number of juveniles is very low and stays like that until November, still as a reflex of the conditions prevalent in the previous month, since in order to attain 0.66 mm cephalothorax width (JU II) at least 30 days are necessary. This fact repeated itself in the second year, but climatic conditions seemed to have been less rigorous since in October there were more juveniles than in the previous year. Variations in density

associated to the climatic characteristics have also been described in other terrestrial isopod species (Al-Dabbag and Block, 1981; Hornung, 1989; Ma et al., 1991).

Although this work does not cover more than two years of observation, it is still possible to notice a certain stability in density and age structure. Certainly other aspect not contemplated here but deserving of equal attention due to its influence on the density are the interactions with other species. Parasitism, for example, can seriously affect many populations. Amato et al. (submitted) mention the presence of Centrorhynchus sp. (Acanthocephala) in A. floridana. Thus, future work could perhaps evaluate the degree of influence of this parasitism on the population, since this parasite has birds and mammals as definitive hosts, also with reptiles and amphibians as paratenic hosts. There are no papers (we are aware of) on the impact of predation on populations of A. floridana.

Based on the growth curve obtained for this species (Araujo et al. (submitted), survival after the first year in males is very low and corresponds to 0.1% only. Between the longer lived, most last between eight and nine months. As life expectancy in females is of more than two years, the number of individuals reaching the second year is a little higher, corresponding to 1.0%. Those surpassing two years are few and represent only 0.1% of the total of sampled females.

Atlantoscia floridana exhibits a great morphological differentiation in various aspects: males mature in a shorter time, and thus sex ratio in the juveniles favours females, males reach a smaller size and a longevity nearly half that of the females. A sex ratio based on size, as proposed by Wenner (1972), does not make sense in this case, because the sexes are in different age and reproductive conditions when put in the same class interval of cephalothorax width. On the other hand, a simple calculation of

the proportion of males and females would include all individuals (adults, juveniles and ovigerous females), leading to an erroneous evaluation of the meaning of the sex ratio. The OSR for A. floridana in this study showed a strong male bias during all the study period. This may indicate strong competition between males, which can be accentuated because males have a lower life expectancy and begin their reproductive activities very early. Theoretically, competition between males, in general, would result from their low parental investment, which increases its reproductive rate and consequently its levels of sexual activity (Alcock, 1997). However, the level of competition cannot be completely evaluated, because there is no evidence of the number copulations males participate in, or even if there is multiple insemination in this species, as registered for Venezillo evergladensis Schultz, 1963 (Johnson, 1982). Considering the morphology of the genital pore of females of A. floridana (Araujo et al., submitted) there does not seem to be any indication of the presence of a decidual organ closing the female genital opening after copulation, which could be responsible for the retention of sperm and avoidance of copulation with other males, as described for species of aquatic isopods from the genus Jaera (Veuille, 1978). On the other hand, post-ovigerous females can have another brood without necessarily of having a second copulation (Heeley, 1941; personal observation), which would represent, effectively, a lower number of available females, and therefore an even more limited resource for males. The trend towards a higher number of males could be associated with the absence of infection by Wolbachia, a feminising bacteria (Rigaud et al., 1999; Moreau and Rigaud, 2000), as well as with an absence of parthenogenesis, as shown by Johnson (1986) to A. floridana in some populations in Florida (EUA). On the other hand, if the beginning of reproduction is accelerated by the presence of males, as in Armadillidium vulgare (Jassem et al., 1991, Caubet et al., 1988; Lefebvre and Caubet, 1999), then the presence of a higher number

of males in a high density population, as in *A. floridana*, could guarantee the male-induced stimulation, which according to the authors could be related to tactile or chemical factors.

Differently from species in temperate regions having seasonal reproduction (Warburg and Cohen, 1993; Warburg, 1995; Medini *et al.*, 2000), continuous reproduction is expected in tropical and subtropical species. *Atlantoscia floridana* has continuous reproduction at the Reserva Biológica do Lami, where climatic conditions do not lead to a harsh winter; in this region there is frost, but no snow. Reproduction, although continuous, is more intense during months when temperature is higher, being conversely less intense in wintertime, when soil temperatures reach 5°C. During winter, the frequency of ovigerous and post-ovigerous females is lower, and stays so until spring, when juveniles surviving the cold become adults and begin their reproductive activities. In 2000 the cold days begun in July, which justifies the high frequency of ovigerous and post-ovigerous females in June. In the following year the first cold days begun in May, which provoked a decrease in the frequency of ovigerous and post-ovigerous females in July. It is interesting to note that during the period of lower population density (figure 5), large ovigerous and post-ovigerous females are more frequent (figures 6, 8), contributing to the high fecundity (figure 11). It is possible that larger animals have a better ability to survive cold and humid periods; particularly, at that moment females have an important role in the recuperation of the population density and maintaining population structure. It is important to establish a parallel between egg production and fecundity. Egg production was higher during a period in which fecundity was not at its highest. That is because to calculate egg production only the total number of eggs produced is taken into account, independently of female size, while to calculate fecundity the number of eggs is related to female size. Therefore, it is

the largest females that, standing the climatic conditions during winter, guarantee even with a not so elevated egg production the recruitment at moments in which younger females, in small numbers in the population, are still not able to reproduce. When these females reach maturity, they contribute with their eggs generating a higher egg production. Differences in reproductive patterns can reflect environmental variations. Experimental work with A. floridana controlling for temperature, humidity and photoperiod would elucidate the influence these factors have in reproduction. From a population point of view, photoperiod and temperature do not seem to be determinant over reproduction, since in winter, when their influence is stronger, with shorter and colder days, reproduction still occurs. It can be asked, in this case, whether reproduction is lower in winter because temperature is also lower and photoperiod shorter and thus there could be interference in vitelogenesis and parturial moult or because these conditions actually influence survival? Studies with this and other species in other latitudes, especially in tropical regions, could evidence these questions and then a comparative analysis of the reproductive strategies could be done.

The number of eggs produced is a specific characteristic that bears on the population dynamics. Although it has not been the object of this work to investigate how many times during the life of a female she is capable of becoming ovigerous and how much does egg number varies with age, laboratory observations showed that after the manca's birth some females pass through moult and become ovigerous again. This is, then, an iteroparous species. In the case of a second brood, the egg number was lower, which was also observed by other authors in T. pusillus, Porcellio dilatatus Brandt, 1833, P. scaber Latreille, 1804, Oniscus asellus Linné, 1758, Armadillidium vulgare and Philoscia muscorum (Heeley, 1941; Paris and Pitelka 1962, Sunderland et al., 1974).

This and the possibility of a decrease in fecundity in older, senescing females would explain the deviations in the regression of fecundity over size in larger females.

A very small percentage of ovigerous females had undeveloped eggs, which represented a mortality in the marsupium lower than 1.0%. Other species also have low intramarsupial mortality, as P. muscorum, 0.8% (Sutton, 1968) and 3.6% to 4.6% in the first and second gestation, respectively (Sunderland et al., 1976). Working in different places Ma et al. (1991) observed differences in mortality, which stayed between 0.91 and 2.69% for B. ocellatus, between 1.44 and 3.03% for F. raffaelei and between 0.5 and 1.0% for O. maculatus. The highest mortality was registered by Paris and Pitelka (1962), of 7.4% and by Al-Dabbag and Block (1981), of 6.0% for A. vulgare. Mortality, thus, varies not only between species, but also between populations of the same species.

Perhaps the most noteworthy characteristic of A. floridana, permitting the capacity for recuperation and maintenance of its population characteristics, is its elevated reproductive investment. This is evidenced not only by the continuous reproduction, but also by the low marsupial mortality and high number of manca (figure 12) and of eggs, embryos and marsupial manca (figure 13), observed during practically all months. This could possibly compensate any difficulties in survival in adverse conditions and permit re-establishing the population relatively rapidly, particularly after periods of cold and high humidity. Along with this, a fast growth rate (Araujo et al., submitted), allows sexual maturation also in a short time, favouring reproduction and contribution with new individuals and a high recruitment rate.

References

- ACHOURI, M.S. and CHARFI-CHEIKHROUA, F., 2001, Biologie de la reproduction de Porcelliodes pruinosus (Brandt, 1833) isopode terrestre de Garat Nâam (Tunisie), Crustaceana, **74**(1), 11-26.
- ALCOCK, J.. 1998. Animal behavior, (Sunderland: Sinauer), 640 pp.
- AL-DABBAG, K.Y and BLOCK, W., 1981, Population ecology of a terrestrial isopod in two breckland grass heaths, Journal of Animal Ecology, **50**, 61-77.
- ALJETLAWI, A.A. and NAIR, G.A., 1994, Breeding and population biology of Armadillo officinalis (Isopoda: Oniscidea) in Benghazi, Libya, Journal of Arid Environments, **27**, 241-255.
- AMATO, J.F.R., AMATO, S.B., ARAUJO, P.B. and QUADROS, A.F., Atlantoscia floridana (Isopoda: Oniscidea) as intermediate host of Centrorhynchus sp. (Acanthocephala: Centrorhynchidae) and first report of pigmentation dystrophy in terrestrial isopods, Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, (submitted)
- ARAUJO, P.B. and LEISTIKOW, A., 1999, Philosciids with pleopodal lungs from Brazil, with description of a new species, Contributions to Zoology, **68** (2), 109-141.
- ARAUJO, P.B., AUGUSTO, M.M. and BOND-BUCKUP, G., 2003. Postmarsupial development of Atlantoscia floridana (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the manca stages, Journal of Natural History (in press).
- ARAUJO, P.B., QUADROS, A.F., AUGUSTO, M.M. and BOND-BUCKUP, G., Postmarsupial development of Atlantoscia floridana (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): sexual differentiation and size at onset of sexual maturity, Invertebrate Reproduction and Development (submitted).

- ARAUJO, P.B., LOPES, C.G. and BOND-BUCKUP, G., A field study on the growth curve of Atlantoscia floridana (van Name) (Crustacea, Isopoda, Philosciidae) in a Brazilian restinga forest, Pedobiologia (submitted).
- CARUSO, D. and BRANDMAYR, T.Z., 1983, Osservazioni sul ciclo biologico di alcuni isopodi di Sicilia e relazioni tra fenologia, clima e vegetazione (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea), Animalia, **10**(1/3), 237-265.
- CAUBET, Y., JUCHAULT, P. and MOCQUARD, J.-P., 1998, Biotic triggers of female reproduction in the terrestrial isopod Armadillidium vulgare Latr. (Crustacea: Oniscoidea), Ethology, Ecology and Evolution, **10**(3), 209-226.
- EMLEN, S.T. and ORING, L.W., 1997, Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems, Science, **197** (4300), 215-223.
- FARKAS, S., 1998, Population dynamics, spatial distribution, and sex ratio of Trachelipus rathkei Brandt (Isopoda: Oniscoidea) in a wetland forest by the Drava River, Israel Journal of Zoology, **44**(3-4), 323-331.
- HEELEY, W., 1941, Observations on the life-histories of some terrestrial isopods, Proceedings of the Zoological Society of London, **111**(B), 79-119.
- HORNUNG, E., 1984, Characteristics of the population of an isopod species (Trachelipus nodulosus C.L. Koch) at sandy soil grassland, Acta Biologica Szeged, **30**, 153-158.
- HORNUNG, E., 1989, Population dynamics and spatial distribution of Trachelipus nodulosus (C.L. Koch, 1838) (Crustacea, Isopoda) in a sandy grassland, Monitore Zoologico Italiano, Monografia, **4**, 399-409.
- HORNUNG, E. and WARBURG, M.R., 1993, Breeding patterns in the oniscid isopod, Porcellio ficulneus Verh., at high temperature and under different photophases, Invertebrate Reproduction and Development, **23**(2-3), 151-158.

- JASSEM, W., JUCHAULT, P., SOUTY-GROSSET, C. and MOCQUARD, J.-P., 1991, Male- induced stimulation of the initiation of female reproduction in the terrestrial isopod Armadillidium vulgare Latr. (Crustacea, Oniscidea), Acta Oecologica, **12**(5), 643-653.
- JOHNSON, C., 1982, Multiple insemination and sperm storage in the isopod, Venezillo evergladensis Schultz, 1963, Crustaceana, **42**(3), 226-232.
- JOHNSON, C., 1986, Parthenogenetic reproduction in the philosciid isopod, Ocelloscia floridana (van Name, 1940), Crustaceana, **51**(2), 123-132.
- JUCHAULT, P., MOCQUARD, J.-P. and KOUIGAN, S., 1985, Etude expérimentale de l' influence des facteurs externes (température et photopériode) sur le cycles de reproduction du Crustacé Oniscoïde Porcellionides pruinosus (Brandt) provenant de populations africaines (Togo) et européenne (France), Crustaceana, **48**(3), 307-315.
- LAWLOR, L.R., 1974, Molting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod, Armadillidium vulgare, Ecology, **57**, 1179-1194.
- LEFEBVRE, F. and CAUBET, Y., 1999, On the male-effect in the terrestrial Crustacean Armadillidium vulgare (Latreille, 1804), Invertebrate Reproduction and Development, **35**(1), 55-64.
- LEISTIKOW, A. and ARAUJO, P.B., 2001, Morphology of the respiratory organs in South American Oniscidea (Philosciidae), in B. Kensley and R. Brusca (eds) Isopod Systematics and Evolution, (Rotterdam: BALKEMA), pp. 329-336
- LEISTIKOW, A. and WÄGELE, J.W., 1999, Checklist of the terrestrial isopods of the new world (Crustacea, Isopoda, Oniscidea), Revista Brasileira de Zoologia, **16**(1), 1-72.

- LIVI, F.P., 1998, Elementos do clima: o contraste de tempos frios e quentes, in R. MENEGAT (coord. geral) Atlas Ambiental de Porto Alegre, (Porto Alegre: Editora Universidade/UFRGS), pp. 73-78.
- MA, H.H.T., DUDGEON, D. and LAM, P.K.S., 1991, Seasonal changes in populations of three sympatric isopods in a Hong Kong Forest, Journal of Zoology, London., **224**, 374-365.
- MADHAVAN, K. and SHRIBBS, J.M., 1981, Role of photoperiod and low temperature in the control of ovigerous molt in the terrestrial isopod, Armadillidium vulgare (Latreille, 1804), Crustaceana, **41**(3), 263-270.
- MEDINI, L., NASRI-AMMAR, K. and CHARFI-CHEIKHROUHA, F., 2000, Reproduction saisonnière de Porcellio variabilis Lucas, 1846, Comptes Rendus de l'Academie de Sciences, Paris, Life Sciences, **323**, 689- 695.
- MOCQUARD, J.-P., JUCAHULT, P. and SOUTY-GROSSET, C., 1989, The role of environmental factors (temperature and photoperiod) in the reproduction of the terrestrial isopod Armadillidium vulgare (Latreille, 1804), Monitore Zoologico Italiano, Monografia, **4**, 455-475.
- NAIR, G.A., 1984, Breeding and population biology of the terrestrial isopod, Porcellio laevis (Latreille), in the Delhi Region, in S.L. Sutton and D.M. Holdich (eds) The biology of terrestrial isopods, Symposium of the Zoological Society of London, **53**, 315-337.
- NAIR, G.A., 1998, Reproductive and population biology of Porcellio scaber (Isopoda, Oniscidea) in Benghazi, Libya, Israel Journal of Zoology, **44**(3-4), 399-412.
- PAOLETTI, M. G. and M. HASSALL., 1999, Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators, Agriculture, Ecosystem and Environment, **74**, 157- 165.

- PARIS, O.H. and PITELKA, F.A., 1962, Population characteristics of the terrestrial isopod Armadillidium vulgare in California grassland, Ecology, **43**, 229-248.
- SHACHAK, M. and YAIR, Y., 1984, Population dynamics and the role of Hemilepistus reaumuri in a desert ecosystem. in S.L. Sutton and D.M. HOLDICH (eds) The biology of terrestrial isopods, Symposium of the Zoological Society of London, **53**: 295-314.
- SNEDECOR, C.L. and COCHRAN, W.G., 1967, Statistical Method, (Ames, The Iowa State Univ.Press), 593 pp.
- SOKAL, R.R. and ROHLF, F.J., 1969, Biometry (San Francisco: W, H, Freeman and Company) 776pp.
- SOUZA-KURY, L.A., 1998, Malacostraca – Peracarida. Isopoda. Oniscoidea, in P.S. YOUNG (ed) Catalogue of Crustacea of Brazil (Rio de Janeiro: Museu Nacional), pp. 653-674.
- SUNDERLAND, K.D.; M. HASSALL and SUTTON, S.L., 1976, The population dynamics of Philoscia muscorum (Crustacea: Oniscoidea) in a dune grassland ecosystem, Journal of Animal Ecology, **45**, 487-506.
- SUTTON, S.L., 1968, The population dynamics of Trichoniscus pusillus and Philoscia muscorum (Crustacea: Oniscoidea) in limestone grassland, Journal of Animal Ecology, **37**, 425- 444.
- VAZZOLER, A.E.A.M., 1996, Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. (Maringá: EDUEM), 169pp.
- WARBURG, M.R., 1995, Growth and reproduction in a rare desert isopod: Porcellio barroisi (Oniscoidea; Porcellionidae) from the Central Negev Mountains, Journal of Arid Environments, **31**, 199-204.

- WARBURG, M.R. and COHEN, N., 1992, Population dynamics, growth and longevity of Armadillo officinalis (Isopoda; Oniscidea), inhabiting the Mediterranean region of northern Israel, Pedobiologia, **36**, 262-273.
- WARBURG, M.R. and COHEN, N., 1993, Breeding patterns in two terrestrial isopods from the Mediterranean region of Israel, Biologia Gallo-Hellenica, **20**, 55-68.
- WARBURG, M.R., CALAHORRA, Y. and AMAR, K.O., 2001, Non-seasonal breeding in Porcellionid isopod, Journal of Crustacean Biology, **21**(2), 375-383.
- WENNER, A.M., 1972, Sex ratio as a function of size in marine Crustacea, American Naturalist, **106**, 321- 350.
- WILLOWS, R., 1984, Breeding phenology of woodlice and oostegite development in Ligia oceanica (Crustacea). in S.L. Sutton and D.M. HOLDICH (eds) The biology of terrestrial isopods, Symposium of the Zoological Society of London, **53**, 469-485.

Acknowledgements

To Secretaria Municipal do Meio Ambiente (SMAM – Porto Alegre), especially MSc. Rodrigo C. Printes for allowing and supporting our research in the Reserva Biológica do Lami, to Caroline G. Lopes for measuring animals and to PPG-Biologia Animal for financial support. This is contribution No , Department of Zoology.

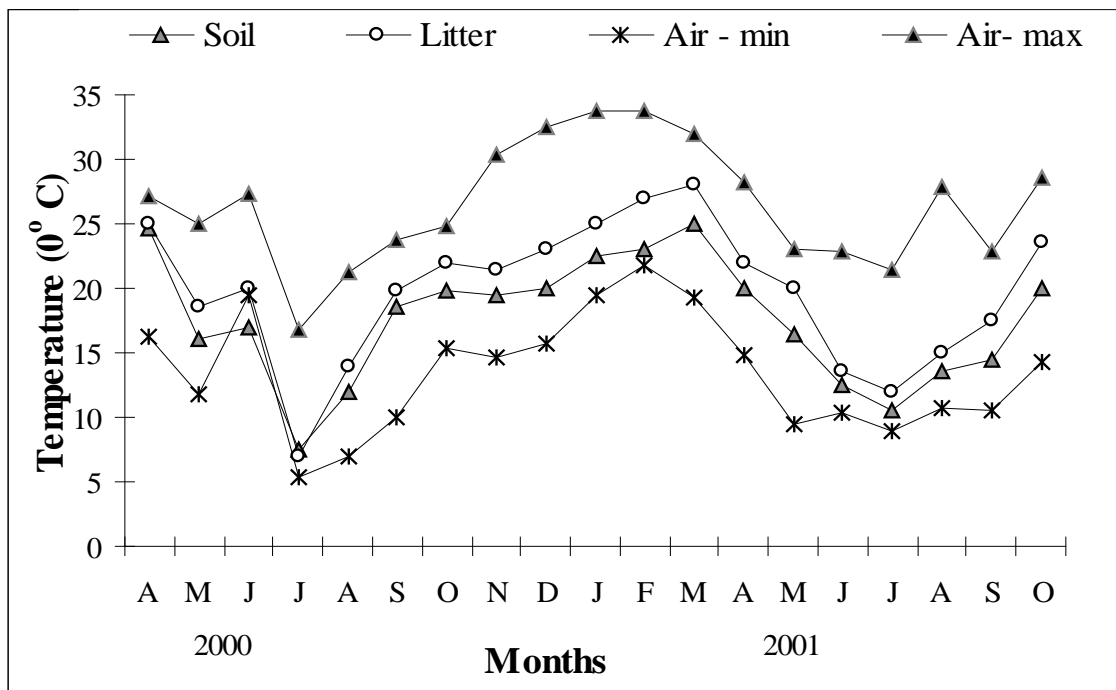


FIG. 1. Monthly temperature of soil, litter and air for 2000 and 2001 in Reserva Biológica do Lami.

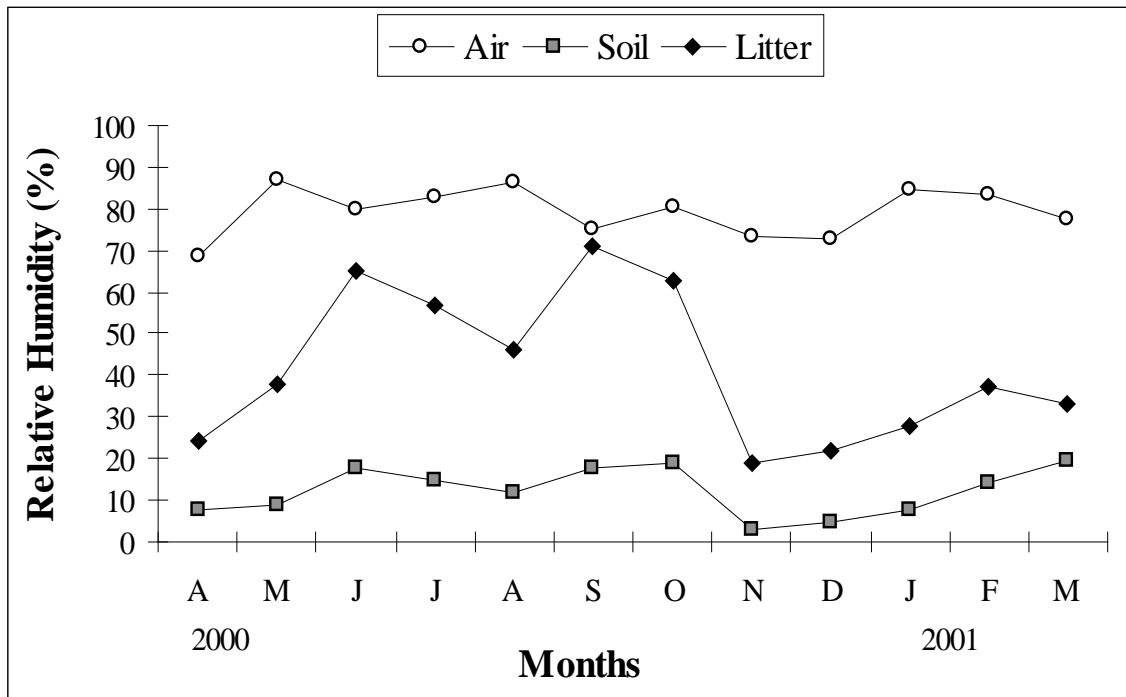


FIG. 2. Monthly relative humidity (%) of air, soil and litter for 2000 and 2001 in Reserva Biológica do Lami.

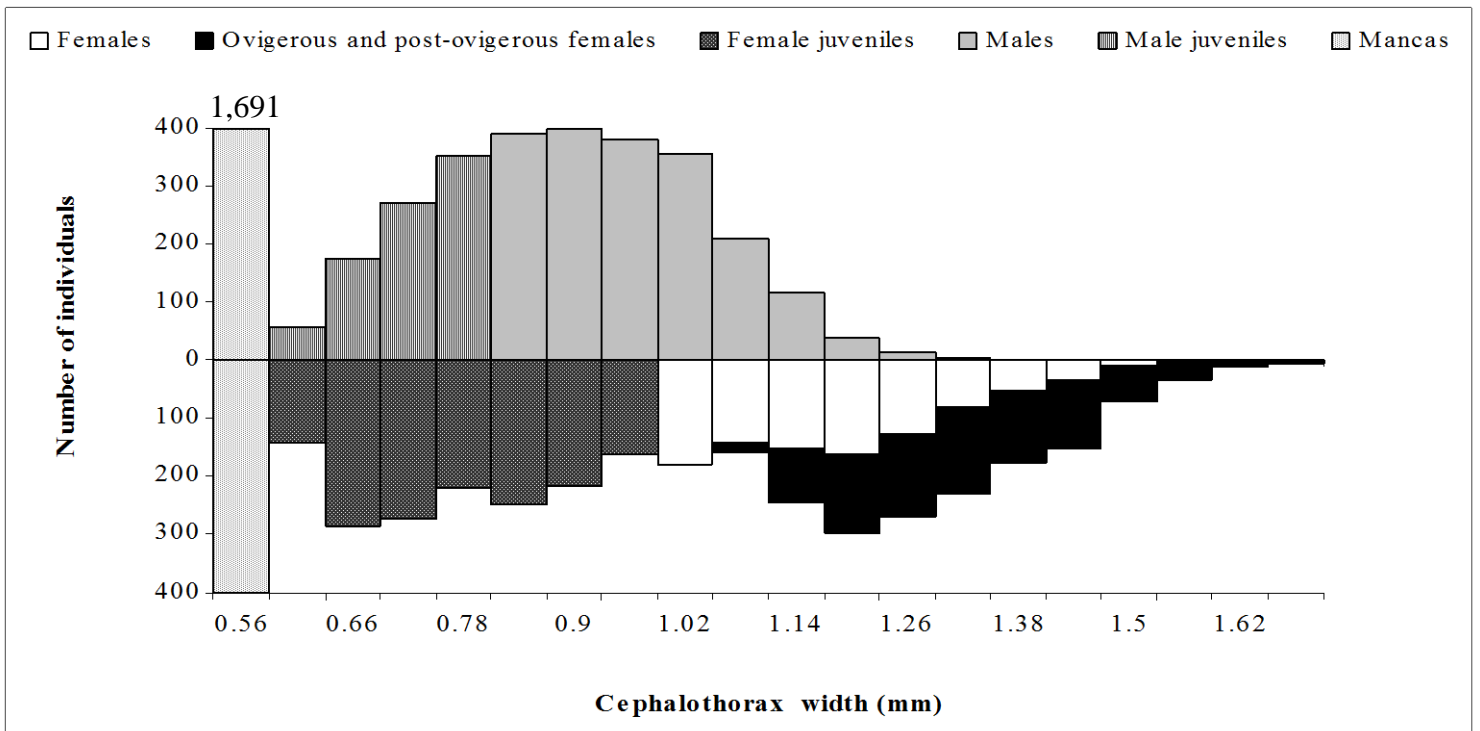


Fig. 3. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940. Frequency distribution of cephalothorax width for the total of the individuals collected in Reserva Biológica do Lami.

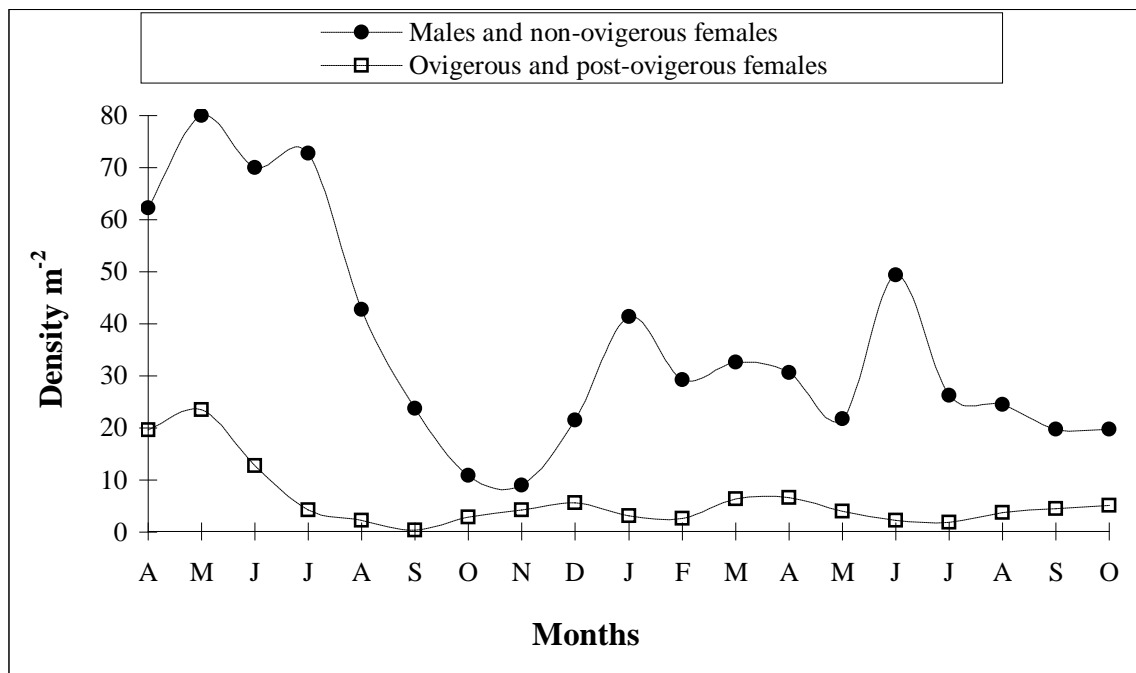


FIG. 4. Population density of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) at Reserva Biológica do Lami

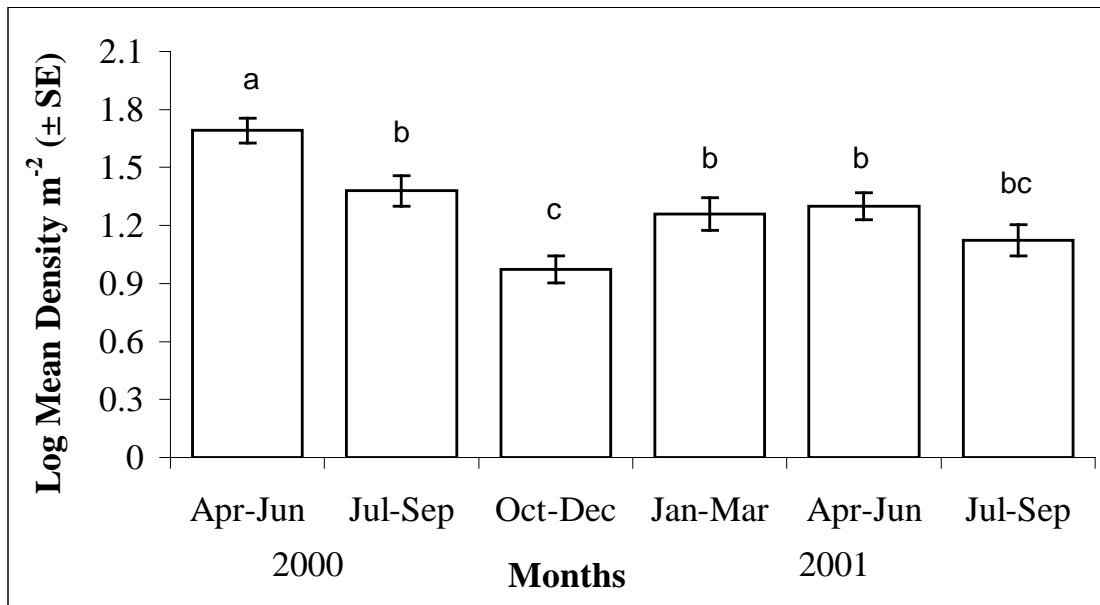


FIG. 5. Log density (m⁻²) of variation in population numbers of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) in Reserva Biológica do Lami for 2000 and 2001. Columns followed by the same letters do not differ statistically (ANOVA $p < 0.001$; Student Newman Keuls, $\alpha 0.05$).

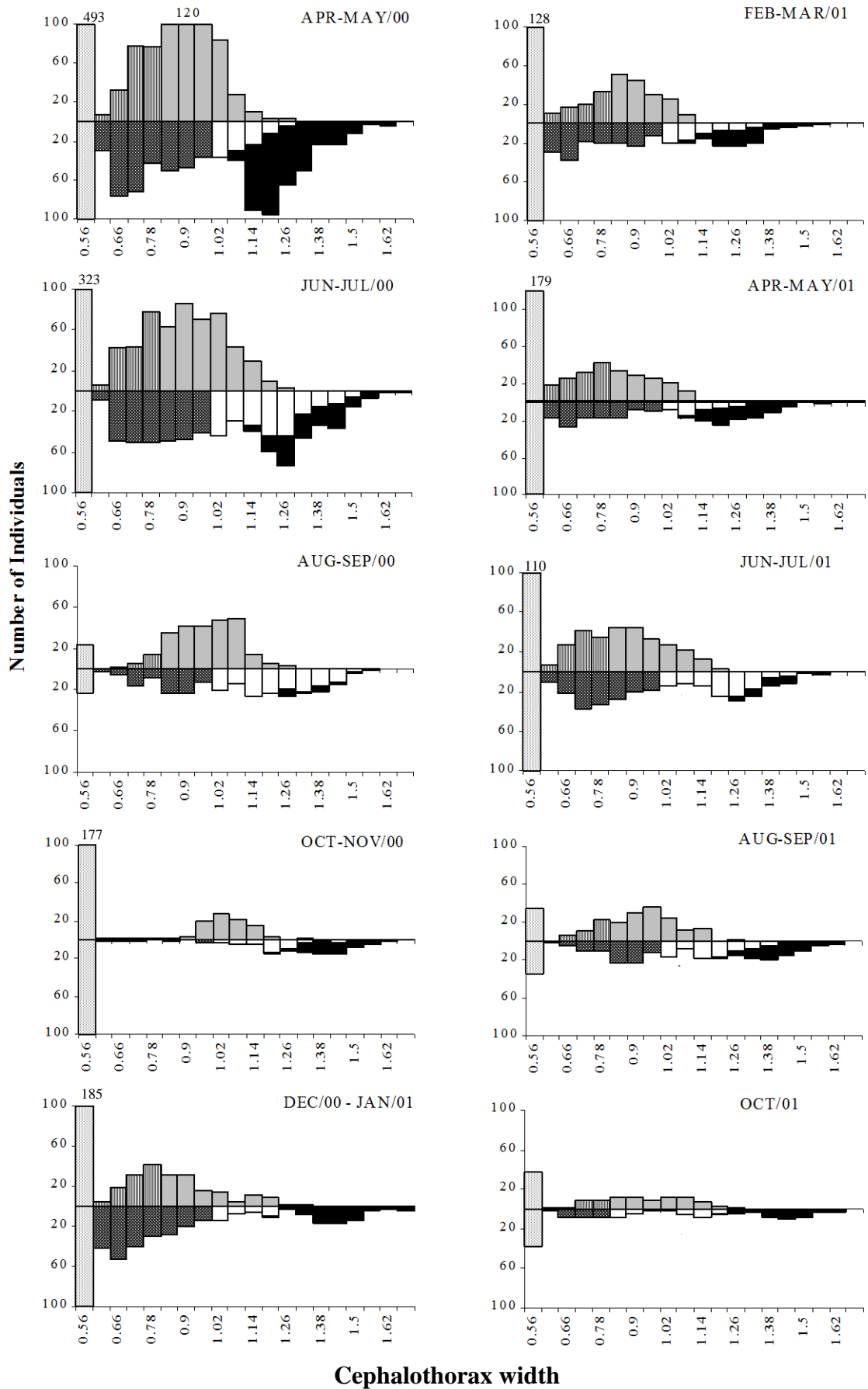


FIG. 6. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Bimonthly frequency distribution of the cephalothorax width for animals sampled Reserva Biológica do Lami. Same legend as figure 3.

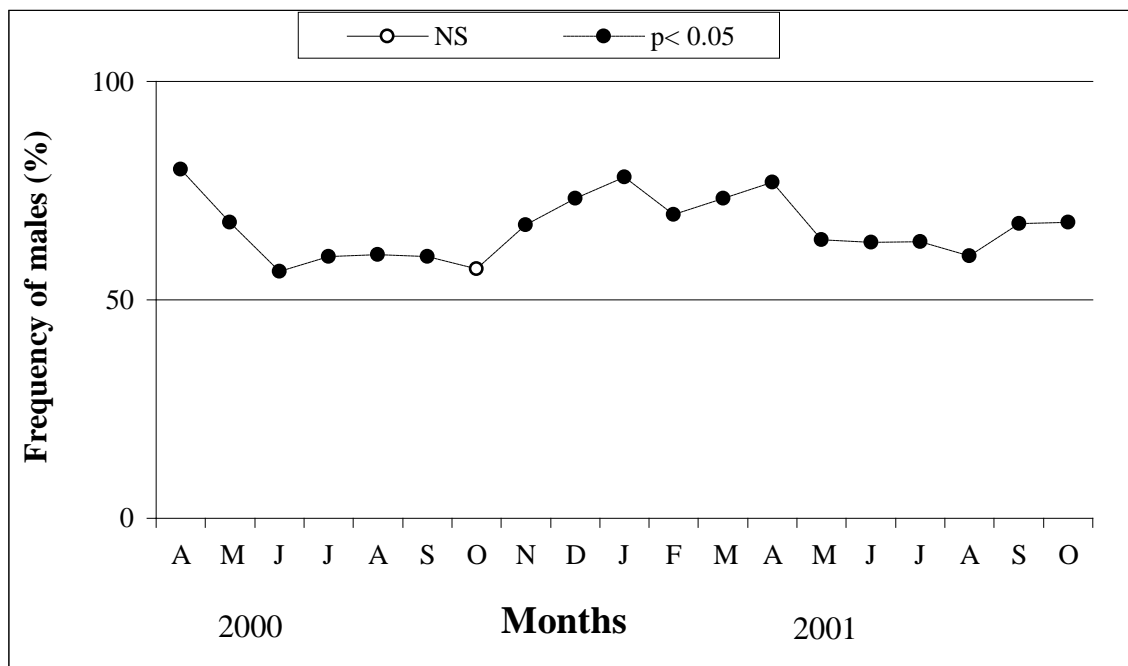


FIG. 7. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Male percentage.

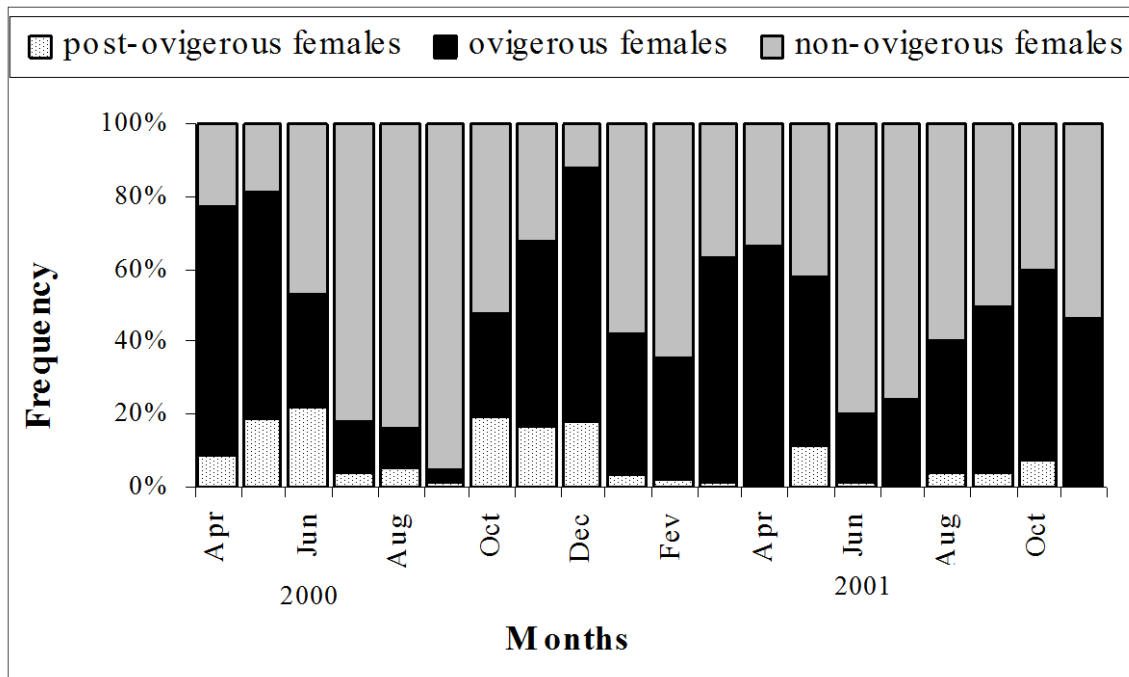


FIG. 8. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Frequency of ovigerous, post-ovigerous, and non ovigerous females in Reserva Biológica do Lami.

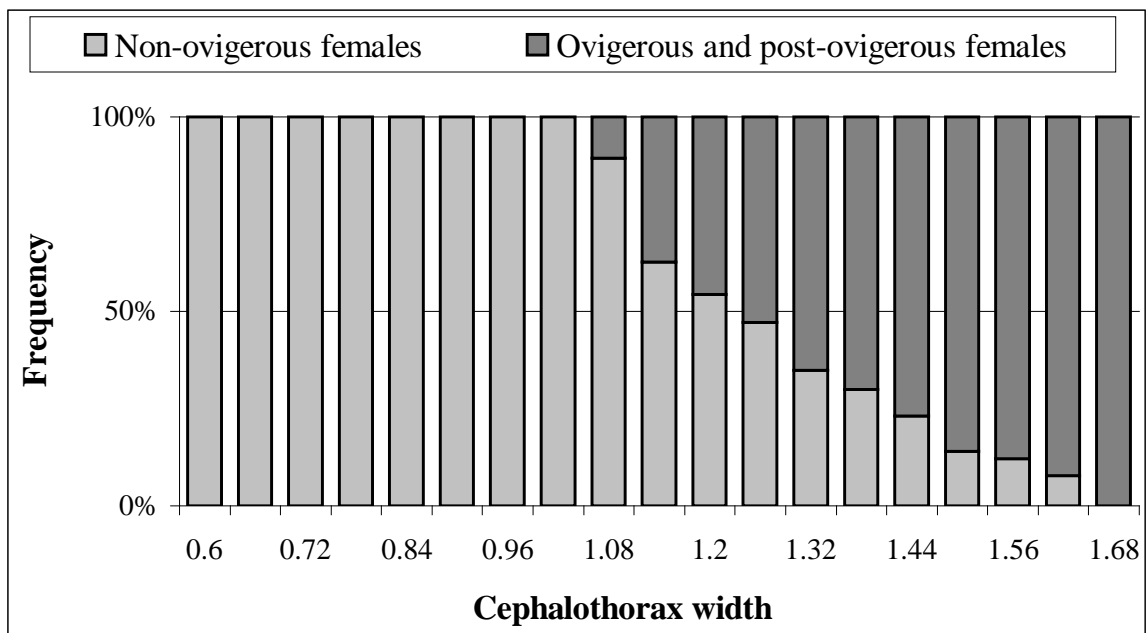


FIG. 9. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Frequency (%) of ovigerous and non-ovigerous females by size class of cephalothorax width.

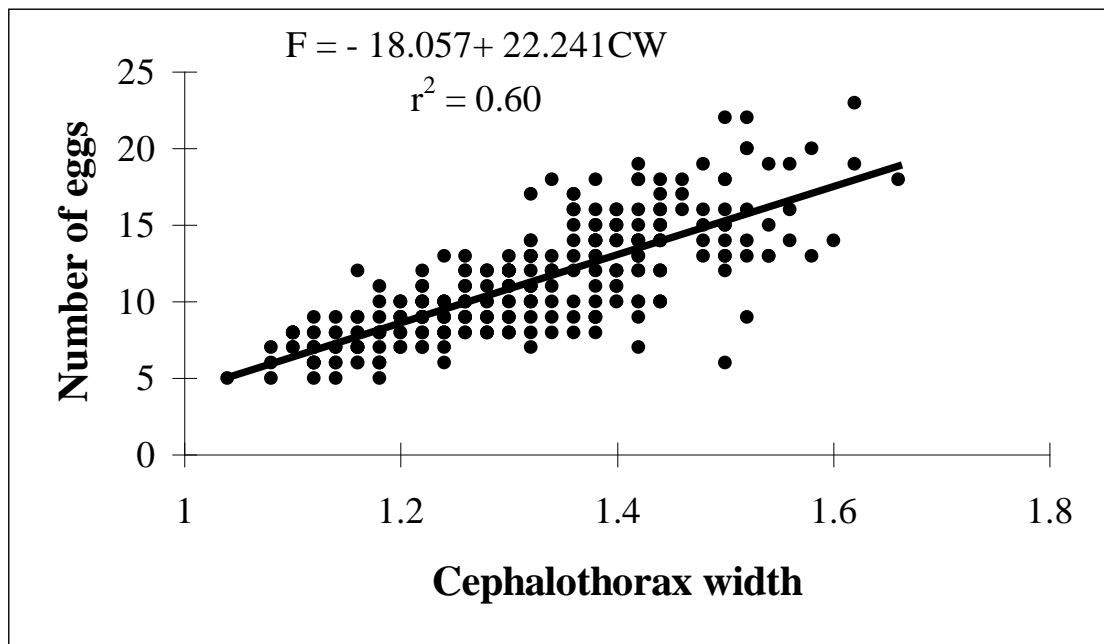


FIG. 10. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Regression of number of eggs per female on female cephalothorax width.

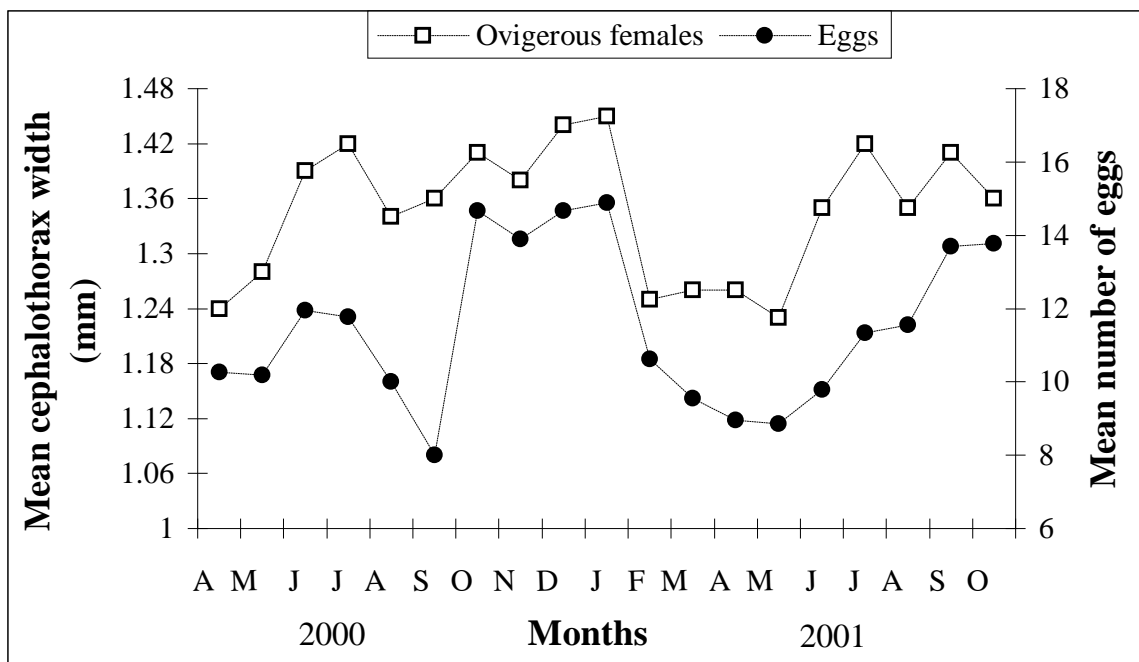


FIG. 11. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940). Mean cephalothorax width of ovigerous females and mean number of eggs.

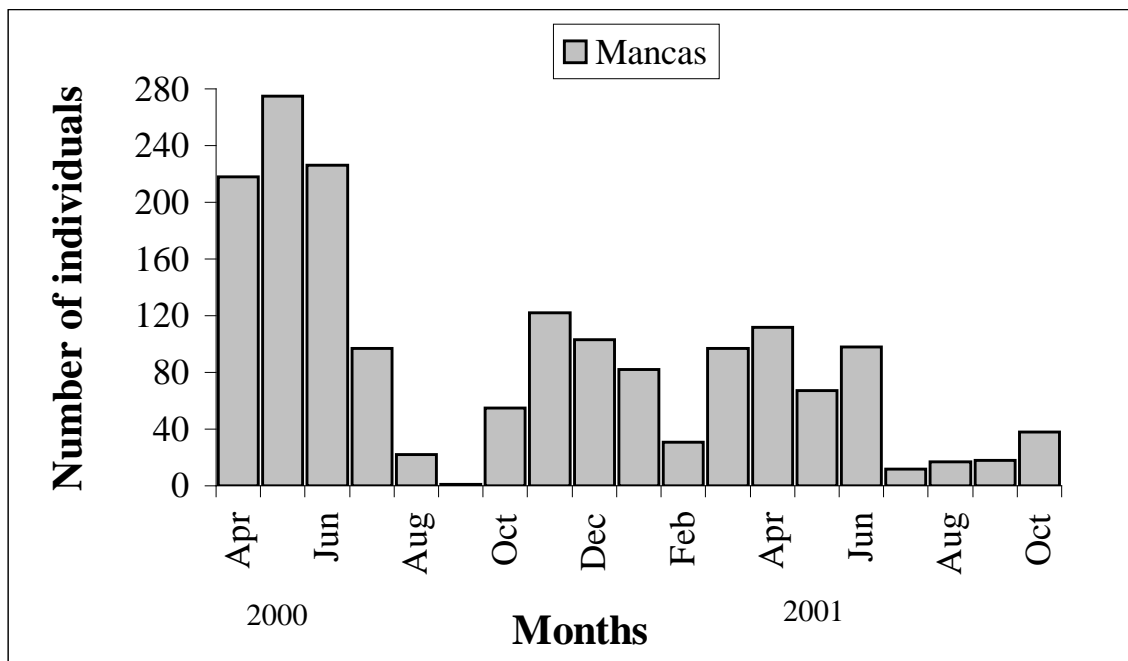


FIG. 12. Month recruitment of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) for 2000 and 2001 in Reserva Biológica do Lami.

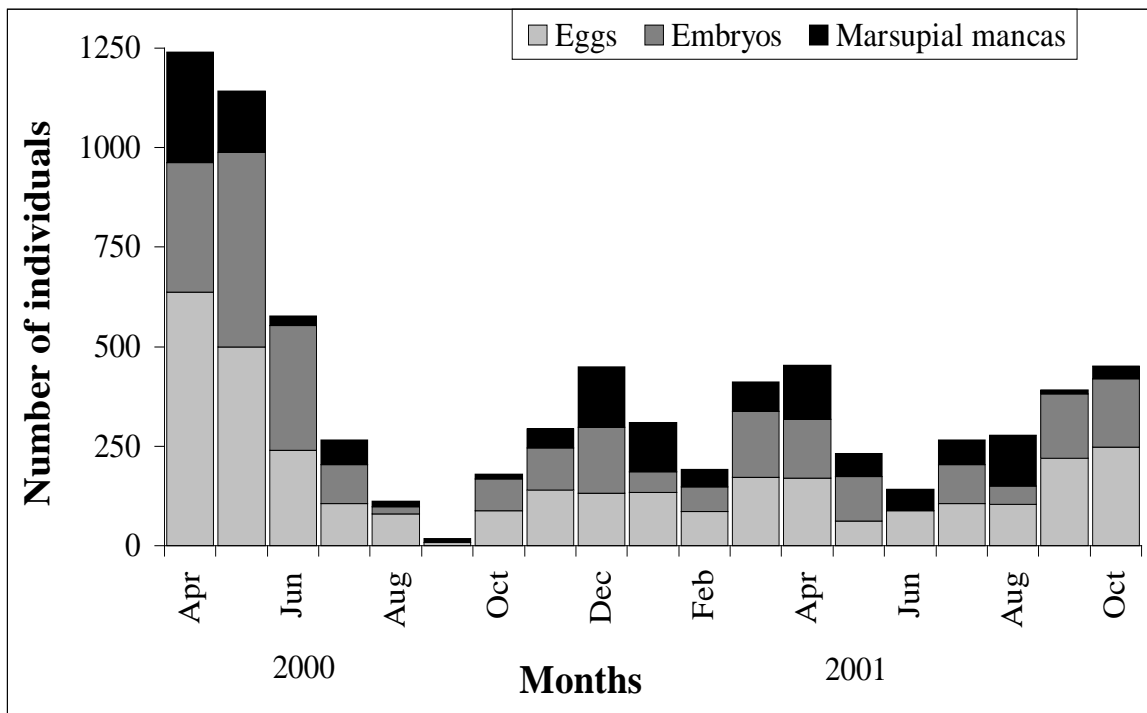


FIG. 13. Number of eggs, embryos and marsupial manca of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) for 2000 and 2001 in Reserva Biológica do Lami.

Table 1. Cephalothorax width (mm) of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) (n = number of individuals; \bar{x} = mean; SD = standard deviation; Min = minimum; Max = Maximum; OV = ovigerous).

| Year | Month | Sex | n | $\bar{x} \pm SD$ | Min | Max |
|------|----------|---------------------|-------|------------------|------|------|
| 2000 | Apr- Dec | Males | 1,617 | 0.89 ± 0.14 | 0.58 | 1.30 |
| | | Non OV females | 1,407 | 0.93 ± 0.23 | 0.58 | 1.58 |
| | | OV /post OV females | 582 | 1.29 ± 0.12 | 1.04 | 1.66 |
| 2001 | Jan-Oct | Males | 1,175 | 0.85 ± 0.14 | 0.58 | 1.28 |
| | | Non OV females | 1,101 | 0.89 ± 0.22 | 0.58 | 1.54 |
| | | OV/post OV females | 310 | 1.33 ± 0.13 | 1.08 | 1.68 |

Table 2. Mean population density of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) per 0.1m^{-2} ($\pm 95\%$ CL) in Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre.

| Period | Mean Density | 0.1 m^{-2} (\pm CL) |
|---------|----------------------|---------------------------------|
| | 2000 | 2001 |
| Jan-Mar | | 38.48(\pm 12.70) |
| Apr-Jun | 96.18 (\pm 19.61) | 38.23 (\pm 10.23) |
| Jul-Sep | 48.83 (\pm 14.58) | 26.97 (\pm 7.53) |
| Oct-Dec | 17.66 (\pm 5.53) | |

Table 3. *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) collected in Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, RS, from Apr/00 to Oct/01. Comparison between linear regressions of females EG, EM e M. F (s^2): comparison between residual variances; F (a) comparison between intercepts; F (b) comparison between slopes.

| Fecundity | F (s^2) | F(a) | F (b) |
|-----------|-----------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| EM X EG | F _(255, 288) = 1.00 NS | F _(1, 544) = 21.56* | F _(1, 543) = 4.16* |
| M X EG | F _(146, 288) = 1.67 * | | |

EG = females with eggs

EM = females with embryos

M = females with marsupial mancas

* p < 0.05

Table 4. *Atlantoscia floridana* (van Name). Average fecundity \pm standard errors by size class interval of cephalothorax width in ovigerous females (OV) (sample size in parentheses). Samples with the same letter are not significantly different (ANOVA, followed by Tukey multiple tests).

| Cephalothorax width (mm) Class interval | 2000 | | 2001 | |
|--|----------------------------|----------------------------|-----------------------------|--------------------------------|
| | Jun - Sep | Oct - Jan | Feb - May | Jun - Sep |
| 1.21 – 1.26 | (6) 9.33 $\pm 0.49^a$ | (2) 10.00 $\pm 0.0^a$ | (10) 8.55 $\pm 0.43^a$ | (5) 8.80 $\pm 0.80^a$ |
| 1.27 – 1.32 | (5) 10.60 $\pm 0.75^a$ | (3) 9.33 $\pm 0.67^a$ | (10) 11.4 $\pm 0.78^a$ | (8) 9.87 $\pm 0.55^a$ |
| 1.33 – 1.38 | (8) 9.37 $\pm 0.42^a$ | (5) 14.00 $\pm 0.84^b$ | (5) 11.2 $\pm 1.02^{ab}$ | (7) 13.00 0.82 ^b |
| 1.39 – 1.44 | (12) 12.33 $\pm 0.72^a$ | (11) 14.91 $\pm 0.76^a$ | (3) 11.67 $\pm 2.18^a$ | (8) 11.87 $\pm 0.79^a$ |

Table 5. *Atlantoscia floridana* (van Name). Egg production for spring/2000 and fall/2001.

| Sample date | Number of females with eggs | Number of eggs (standing crop) | Sampling interval (days) | Egg production |
|-------------|-----------------------------|--------------------------------|--------------------------|----------------|
| 24 Oct/00 | 6 | 88 | 33 | 126 |
| 21 Nov/00 | 10 | 139 | 28 | 169 |
| 20 Dec/00 | 9 | 132 | 29 | 166 |
| 22 Mar/01 | 18 | 172 | 29 | 217 |
| 19 Apr/01 | 19 | 170 | 28 | 207 |
| 24 May/01 | 7 | 62 | 35 | 94 |

CAPÍTULO 7

Discussão geral e conclusões

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

São descritas aproximadamente 4.000 espécies de isópodos terrestres e, destas, o conhecimento da biologia restringe-se a apenas cerca de 20%. Não resta dúvida de que é muito pouco para que se possam fazer generalizações ou propor padrões em um universo tão pequeno. Isto, na verdade, indica a necessidade de estudar mais e mais outras espécies, em vários tipos de ambientes em latitudes e altitudes diferentes.

Em geral, na literatura específica, encontram-se informações diversas e às vezes, pontuais. Talvez o maior ineditismo deste trabalho seja aliar observações em laboratório com dados de campo e apresentar os resultados de forma integrada. Além disso, apresenta informações detalhadas sobre o desenvolvimento pós-marsupial e biologia reprodutiva. Pela primeira vez é apresentada a curva de crescimento com base em dados de campo para uma espécie de isópodo terrestre.

O que motivou este trabalho? A coleta e observação ano após ano da espécie, o que evidenciou que ela tinha algo singular: fêmeas ovígeras eram encontradas em todas as épocas do ano. Então, começaram as perguntas que passaram a ser objetivos e que resultaram nesta tese. Mas, não significa que as perguntas tenham terminado. À medida que encontramos respostas, novas indagações são feitas. E, ao final, é isto que nos motiva, saber que sempre há mais para conhecer.

Pode-se dizer que este trabalho começou, literalmente do ponto zero. No princípio observar a muda era algo muito difícil o que, mais tarde, se tornou tão simples e, com a familiarização dos caracteres, já era possível, inclusive, fazer previsões sobre a data da muda. Alguns ajustes prévios foram feitos, como testar se a medida do

cefalotórax era, de fato, representativa do tamanho. Foram tomadas medidas da largura e comprimento do cefalotórax de machos e de fêmeas e calculadas as regressões, as quais apresentaram um coeficiente de determinação superior a 95%. Este teste, por outro lado, mostrou o cuidado que se deveria ter no posicionamento do cefalotórax para que as medidas fossem obtidas corretamente. Também foram tomadas medidas do corpo e os resultados confirmaram que estas não são confiáveis, uma vez que não representam o tamanho real dos animais, pois estes em geral, quando morrem, ficam com o corpo curvado.

A escolha da temperatura do cultivo baseou-se em duas observações: na temperatura do solo obtida nos meses de março e abril de 1999 e nas observações preliminares do cultivo em laboratório. Quando a temperatura subia além de 23⁰C havia condensação nos potes, formando gotas que se depositavam no fundo nas quais os animais morriam afogados. Então, estabeleceu-se a temperatura de 20⁰ C que ao final demonstrou ser ideal, pois os dados de laboratório e de campo (usados para a curva de crescimento) apresentaram resultados semelhantes com relação ao tempo do desenvolvimento/crescimento.

O número reduzido de trabalhos sobre o desenvolvimento pós-embrionário evidencia que o conhecimento sobre este tema em isópodos terrestres é ainda muito incipiente se levarmos em conta o número de espécies conhecidas e a variedade de ambientes em que elas vivem. A sistemática de Oniscidea ainda tem muitas questões em aberto, embora em um nível taxonômico mais alto, muita coisa já tenha sido feita. No entanto, sem este conhecimento, deixa-se de lado uma grande possibilidade de incluir novos caracteres nas análises filogenéticas sobre o grupo.

Pela primeira vez é proposto um método para identificar a maturidade sexual em machos. É um método mais simples do que análise histológica, embora não

se descarte a importância de estudos histológicos para a observação do desenvolvimento gonadal de forma a estimar a maturidade sexual.

Muitos trabalhos sobre ecologia populacional tratam de indivíduos imaturos e maduros como formando uma única categoria. Ficou demonstrada aqui a importância de identificar estes dois grupos, tanto para machos quanto para fêmeas, não somente em termos de tamanho mas em termos de idade. Isto é particularmente importante nos estudos sobre a estrutura populacional e vital na interpretação da proporção sexual. Embora a proporção sexual encontrada favoreça os machos, ainda assim é necessário investigar a presença da bactéria feminilizante *Wolbachia*. Nada sabemos sobre esta relação nos diversos ambientes da América do Sul. Por exemplo, a bactéria já existia antes da introdução de *Armadillidium vulgare*, uma espécie européia que apresenta *Wolbachia*? Se não existia e por transferência horizontal passou a ser simbiote de espécies nativas, qual o estado atual da relação? Como *A. floridana* é uma espécie abundante que também pode ser encontrada em ambiente urbano, juntamente com *A. vulgare*, ela constitui ótimo material para este estudo. Se não há a presença de *Wolbachia*, como evoluiu tal proporção sexual? Há competição entre os machos? Há cruzamento preferencial? Quais as características morfológicas envolvidas na escolha? Se não há competição, ela é resultado de mortalidade menor entre os machos? Ou, então, um maior número de machos na população garante os encontros, embora a densidade populacional seja alta? São questões em aberto que poderão ser resolvidas em trabalhos futuros.

O recrutamento foi analisado em vários níveis, desde a presença de ovos, embriões, manca marsupiais e manca. Um outro nível poderá ser avaliado no futuro: a oogênese e formação dos oócitos. O número de oócitos produzido é igual ao número final de manca liberadas? Com base na fecundidade da espécie, pode-se estimar o

número esperado de ovos para um determinado tamanho de fêmea. Para a estimativa dos oócitos poderia ser feita a mesma relação.

Quantas vezes durante a sua vida uma fêmea é capaz de ficar ovígera? Quantas cópulas são necessárias? Estas questões não foram objetivo deste trabalho mas ficou claro que as fêmeas podem produzir uma prole sem ter realizado cópula, o que indica a presença de uma espermateca. Se existe uma espermateca, qual a capacidade de armazenamento? Por que na segunda prole estas fêmeas têm um número menor de filhotes? A produção de oócitos é menor ou o número disponível de espermatozóides é reduzido? Observações em laboratório e análises histológicas poderão ser utilizadas para esclarecer estas questões.

Atlantoscia floridana é uma espécie abundante na área de estudo na Reserva Biológica do Lami. Por este motivo, seu papel nas cadeias tróficas é muito importante. Esta evidência encaminha a novos estudos, os quais poderão quantificar esta participação neste ambiente terrestre. Quem são os consumidores desta espécie? Com um recrutamento tão alto, com fêmeas ovígeras todo o ano e uma densidade populacional alta até mesmo nos meses de inverno, ela constitui uma fonte alimentar contínua. Estaria alguma espécie utilizando este recurso todo o ano ou durante um período em que outros recursos são escassos? Em uma unidade de conservação, conhecer estas relações é importante na medida em que proporciona subsídios para o monitoramento de espécies ameaçadas de extinção dependentes direta ou indiretamente do isópodo terrestre. Neste cenário inclui-se, também a relação parasitária entre a espécie e o *Centrorhynchus* (Acanthocephala) (AMATO *et al.* submetido) o que também poderia estar ocorrendo na Reserva. Esta relação implica, necessariamente, na presença de um hospedeiro definitivo, uma ave ou mamífero. Poderiam estar envolvidas, ainda, espécies de anfíbios ou répteis como hospedeiros paratênicos. Além disso, por ser uma

espécie com tais características biológicas, poderia ser usada em áreas de recuperação, pois também tem importância na formação do húmus e reciclagem de nutrientes no solo.

O estudo com *Atlantoscia floridana* apresentou os seguintes resultados e conclusões:

- existem três estágios de manca: manca I, II e III, sendo o primeiro completado em aproximadamente 12 horas após o nascimento e os outros em aproximadamente 20 dias;
- os estágios de manca são identificados com base na pigmentação, número de omatídios, flagelo da antena, pereionito VII, pereiópodo e pleópodo 1;
- em manca 1 os indivíduos têm em média 0,421mm de largura do cefalotórax, pigmentação fraca, 5 omatídios, flagelo biarticulado, sendo o artigo proximal o mais longo, sem placas coxais no pereionito VII e pereiópodo 7 e pleópodo 1 ausentes;
- em manca II os indivíduos têm em média 0,488 mm de largura do cefalotórax, grandes manchas castanhas no cefalotórax e margens laterais do pereion, pleon e urópodos, 5 omatídios, flagelo biarticulado, sendo o artigo distal o mais longo, placas coxais do pereionito VII levemente desenvolvidas, pereiópodo 7 pouco desenvolvido, cujos artigos não se encontram distintos e pleópodo 1 ausente, somente com o protopodito;
- em manca III os indivíduos têm coloração semelhante a do adulto, de 6 a 7 omatídios, antena triarticulada, placas coxais do pereionito VII desenvolvidas,

com a presença de nódulos laterais, pereiópodo 7 desenvolvido, ainda dobrado sob o abdômen e somente o protopodito do pleópodo 1;

- após o estágio de manca III, iniciam os estágios juvenis, onde o sétimo par de pereiópodos encontra-se funcional e já é possível observar o início da formação da genitália nos machos;
- os machos possuem três estágios juvenis: JU I, II e III; a determinação da maturidade sexual está baseada na relação morfométrica da papila genital com a largura do cefalotórax, bem como na ultraestrutura da papila genital, onde se observa o desenvolvimento de escamas cuticulares desde os juvenis até o adulto;
- os machos atingem a maturidade sexual com aproximadamente um mês e meio de vida;
- a largura média do cefalotórax dos estágios juvenis de machos é: JU I – 0,617mm, JU II - 0,677 e JU III - 0,744mm;
- as fêmeas possuem seis estágios juvenis: JU I, II, III, IV, V, VI; a determinação da maturidade sexual está baseada na menor fêmea ovígera encontrada na natureza, a qual apresenta 1,04mm de largura do cefalotórax e na morfologia dos poros genitais, os quais apresentam, também, escamas cuticulares que se desenvolvem à medida que as fêmeas atingem a maturidade;
- as fêmeas atingem a maturidade sexual com aproximadamente três meses de vida;
- a largura média do cefalotórax dos estágios juvenis de fêmeas é: JU I – 0,610, JU II – 0,674, JU III – 0,746, JU IV – 0,813, JU V – 0,877 e JU VI – 0,957;
- o tamanho e a duração dos estágios juvenis é semelhante entre machos e fêmeas até JU III;

- a curva de crescimento para machos é descrita pela equação:

$$W_t = 1.303 [1 - e^{-0.00941 (t + 50.37)}];$$

- a curva de crescimento para fêmeas é descrita pela equação:

$$W_t = 1.682 [1 - e^{-0.00575 (t + 59.13)}];$$

- as curvas mostram crescimento diferencial entre os sexos; as fêmeas atingem tamanho maior com uma taxa de crescimento menor;
- a expectativa de vida para os machos é de aproximadamente um ano e meio;
- a expectativa de vida para as fêmeas é de aproximadamente dois anos e quatro meses;
- houve uma mudança significativa nos tamanhos de machos e de fêmeas amostrados em 2000 e 2001; no segundo ano os animais apresentaram tamanho menor devido a ausência de indivíduos nas classes de maior tamanho;
- as fêmeas ovígeras e pós-ovígeras apresentaram os maiores tamanhos;
- a densidade populacional variou ao longo das estações do ano; a densidade mínima encontrada foi de 131 indivíduos, o máximo 1,040 e a média de 450 m⁻²;
- o número de indivíduos machos que ultrapassam o primeiro ano de vida apresentou-se baixo: um em outubro/00, um em janeiro/01 e um em setembro/01;
- o número de fêmeas que atingiram o segundo anos de vida totalizou 35 e as que ultrapassaram este período foram raras: uma em junho/00, uma em dezembro/00 e uma em maio/01;
- a proporção sexual operacional favoreceu os machos e não mostrou mudanças com as estações do ano;

- as fêmeas ovígeras e pós-ovígeras representaram cerca de 35% do total de fêmeas capturadas;
- as fêmeas ovígeras foram encontradas durante todo o ano o que indica que a reprodução é contínua;
- o pico da reprodução ocorreu durante o outono e primavera;
- a fecundidade variou de 5 a 23 ovos com uma média de 11 ovos por fêmea;
- a fecundidade é expressa pela equação $F = 18,48 + 22,59 CW$;
- a largura do cefalotórax de fêmeas ovígeras variou de 1,04 a 1,68mm;
- a mortalidade no marsúpio foi de apenas 0,91%;
- a produção de ovos na primavera foi de 588 m^{-2} e no outono, 660 m^{-2} ;
- o recrutamento ocorreu em todos os meses;
- ovos, embriões e manca marsupiais também foram encontrados durante todo o ano, o que indica um recrutamento contínuo;
- a característica mais notável da espécie é seu alto investimento reprodutivo o que garante um estoque contínuo de indivíduos na população o que mantém a recuperação da densidade após períodos adversos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AL-DABBAGH, K.Y. & W. BLOCK. 1981. Population ecology of a terrestrial isopod in two breckland grass heaths. **J. Anim. Ecol.** **50**: 61-77.
- ANDERSSON, A. 1960. South american terrestrial isopods in the collection of the Swedish State Museum of Natural History. **Ark. Zool.** **12**(5-6):537-570.
- ARAUJO, P.B. 1999. Two new species of *Alboscia* Schultz, 1995 from Rio Grande do Sul, Brazil (Isopoda, Oniscidea, Philosciidae). **Crustaceana** **72**(5): 487-496.
- ARAUJO, P.B. & L. BUCKUP. 1994a. Nova espécie de *Trichorhina* Budde-Lund, 1908 (Crustacea, Isopoda, Platyarthridae) do sul do Brasil. **Iheringia Série Zoologia**, **77**: 129-134.
- ARAUJO, P.B. & L. BUCKUP. 1994b. Two new species of terrestrial isopods from Southern Brazil (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Spixiana** **17**(3): 269-274.
- ARAUJO, P.B. & L. BUCKUP. 1996a. Novos registros e uma espécie nova de *Trichorhina* Budde-Lund no sul do Brasil (Isopoda, Oniscidea, Platyarthridae). **Revta bras. Zool.** **13** (3): 799-810.
- ARAUJO, P.B. & L. BUCKUP. 1996.b. Ocorrência de *Nagurus* no Brasil meridional (Isopoda, Trachelipodidae). **Nauplius** **4**: 161-163.
- ARAUJO, P.B.; L. BUCKUP L. & G. BOND-BUCKUP. 1996. Isópodos terrestres de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Crustacea, Oniscidea). **Iheringia** **81**:111-138.
- ARAUJO, P.B. & A.A.P. BUENO. 1998. Novos registros de isópodos terrestres do sul do Brasil: Porcellionidae e Trichoniscidae (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). **Nauplius** **6**: 185-186.
- ARAUJO, P.B. & LEISTIKOW, A. 1999. Philosciids with pleopodal lungs from Brazil, with description of a new species (Crustacea, Isopoda). **Contr. Zool.** **68** (2): 109-141.

- ARAUJO, P.B. & E.R.C. LOPES. 2002. Three new species of *Benthana* (Isopoda, Philosciidae) from Brazil. **J. Nat. Hist.** (no prelo)
- ARAUJO, P.B. & M.C.L. ZARDO. 1995. Uma nova espécie de *Balloniscus* Budde- Lund (Crustacea, Isopoda, Balloniscidae) do sul do Brasil. **Revta bras. Zool.** **12** (4):785-790.
- BEGON, M; J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND. 1996. **Ecology.** Blackwell, Oxford, 1068p.
- BUENO, A.A.P.; G. BOND-BUCKUP & L. BUCKUP. 2000. Crescimento de *Aegla platensis* Schmitt em ambiente natural (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revta bras. Zool.** **17**(1): 51-60.
- CAMARGO, O.R. 1954. Isópodes terrestres do Rio Grande do Sul. **Rev. Agr., Sér I** **209-211**:122-128.
- EMLEN, S.T & L.W. ORING. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. **Science** **197**: 215-223.
- FERRARA, F. & S. TAITI. 1981. Terrestrial isopods from Ascension Islands. **Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl.** **12**: 89-215,
- GREENWOOD, P.J. & J. ADAMS. 1987. **The ecology of Sex.** Edward Arnol, Londres, 74p.
- HADDAD, M.A. 1982. Estádios do desenvolvimento pós-marsupial de *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833) (Isopoda, Oniscoidea). **Dusenía** **13**(3):135-143.
- HADDAD, M.A. & L.C. VERANI. 1984. Crescimento pós-marsupial de *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833) (Isopoda, Oniscoidea). **Dusenía** **14**(4): 197-209.
- HARTNOLL, R.G. 1982. Growth, p. 101-128. *In*: D.E. BLISS (ed). **The Biology of Crustacea, Embriology, Morphology, and Genetics.** New York, Academic Press.

- HASSAL, M. & J.M. DANGERFIELD. 1989. Inter-specific competition and the relative abundance of grassland isopods. **Monitore zool. ital. (N.S.) Monogr. 4**: 379-397.
- HEELEY, W. 1941. Observations on the life-histories of some terrestrial isopods, **Proc. Zool. Soc. Lond. 111(B)**: 79-119.
- HOESE, B. 1984. The marsupium in terrestrial isopods. **Symp. zool. Soc. Lond. 53**:65-76.
- HOESE, B & H.H. JANSSEN. 1989. Morphological and physiological studies on the marsupium in terrestrial isopods. **Monitore zool. ital. (N.S.) Monogr. 4**:153-173.
- HORNUNG, E. 1984. Characteristics of the population of an isopod species (*Trachelipus nodulosus* C.L. Koch) at sandy soil grassland. **Acta Biol. Szeged. 30**: 153-158.
- HORNUNG, E. 1989. Population dynamics and spatial distribution of *Trachelipus nodulosus* (C.L.Koch, 1838) (Crustacea, Isopoda) in a sandy grassland. **Monitore zool. ital. (N.S.) Monogr. 4**: 399-409
- HORNUNG, E. 1991. Isopod distribution in a heterogeneous grassland habitat, p. 73-79. *In*: P. JUCHAULT & J.P. MOCQUARD (eds.) **Biology of Terrestrial Isopods**. Poitiers, Univ. Press.
- HORNUNG, E. & M.R. WARBURG. 1993. Breeding patterns in the oniscid isopod, *Porcellio ficulneus* Verh., at high temperature and under different photophases. **Invert. Reprod. Develop. 23** (2-3): 151-158.
- HORNUNG, E. & M.R. WARBURG. 1995. Seasonal changes in the distribution and abundance of isopo species in different habitats within the Mediterranean region of northern Israel. **Acta Ecol. 16**(4): 431-445.

- KACEM-LACHKAR, H. 1997. Étude du développement post-embryonnaire d'*Hemilepistus reaumurii* (Audouin, 1826) (Isopoda, Oniscidea). **Crustaceana** **70**(5): 513-526.
- KATAKURA, Y. 1984. Sex differentiation and androgenic gland hormone in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare*. **Symp. zool. Soc. Lond.** **53**: 97-107.
- KWON, D. & S. TAITI. 1993. Terrestrial isopoda (Crustacea) from Southern China Macao and Hong-Kong. **Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A**, **490**: 1-83.
- LAWLOR, L.R. 1976. Molting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. **Ecology** **57**: 1179-1194.
- LEFEBVRE, F. & Y. CAUBET. 1999. On the male-effect in the terrestrial Crustacean *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804). **Invert. Reprod. Develop.** **35**(1): 55-64.
- LEISTIKOW, A. & P.B. ARAUJO. 2001. Morphology of respiratory organs in South American Oniscidea ("Philosciidae"), p. 329-335. *In*: B. KENSLEY & R. BRUSCA (eds). **Isopod Systematics and Evolution**. Rotterdam, Balkema, 357p.
- LEMOS DE CASTRO, A. 1976. Considerações sobre a sinonímia e distribuição de *Balloniscus sellowii* (Brandt, 1833) (Isopoda, Balloniscidae). **Rev. Brasil. Biol** **36**: 391-396.
- LEMOS DE CASTRO, A. 1985. Considerações sobre *Atlantoscia alceui* Ferrara & Taiti, 1981 (Isopoda, Oniscoidea, Philosciidae). **Rev. Brasil. Biol** **45**(4): 417-422.
- LINSENMAIR, K.E. 1984. Comparative studies on the social behaviour of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri* and of a *Porcellio* species. **Symp. zool. Soc. Lond.** **53**: 423-453.
- LITTLE, C. 1990. **The terrestrial invasion**. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 304p.

- MA, H.H.T.; D. DUDGEON & P.K.S. LAM. 1991. Seasonal changes in population of three sympatric isopods in a Hong Kong forest. **J. Zool.** **224**: 347-365.
- MA, H.H.T.; P.K.S. LAM & D. DUDGEON. 1991. Inter and intraspecific variation in the life histories of three sympatric isopods in a Hong Kong forest. **J. Zool.** **224**: 677-687.
- MARQUES, A.A.B; C.S. FONTANA; E. VÉLEZ; G.A. BENCKE; M. SCHNEIDER & R.E. REIS. 2002. **Lista das espécies da fauna ameaçadas de extinção no Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, FZB/MCT-PUCRS/PANGEA, 52p.
- MATSAKIS, J. 1955. Contribution a l'étude du développement postembryonnaire et de la croissance des Oniscoides, **Bull. Soc. Zool. France** **80**: 52- 65.
- McQUEEN, D.J. & J.S. CARNIO, J.S. 1974. A laboratory study of the effects of some climatic factor on the demography of the terrestrial isopod *Porcellio spinicornis* Say. **Can. J. Zool.** **52**: 599-611.
- MEDINI, L.; K. NASRI-AMMAR & F. CHARFI-CHEKHROUHA. 2000. Reproduction saisonnière de *Porcellio variabilis* Lucas, 1846. **C. R. Acad. Sci. Paris**, Life Sciences, **323**: 689- 695.
- MEIRA, J.R & PORTO, M.L. 1998. Reserva Biológica do Lami: a vida na beira do lago, 89-92. *In*: R. MENEGAT (coord. geral), **Atlas Ambiental de Porto Alegre**. Porto Alegre, Editora Universidade/UFRGS, 228p.
- NAIR, G.A. 1984. Breeding and population biology of the terrestrial isopod *Porcellio laevis* (Latreille), in the Delhi Region. **Symp. zool. Soc. Lond.** **53**: 315-337.
- PAOLETTI, M.G. 1989. Life strategies of isopods and "soil invertebrates" in Venezuela. **Monitore zool. ital. (N.S.) Monogr.** **4**: 435-453.

- PARIS, O.H. & F.A. PITELKA. 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. **Ecology**, **43**(2): 229-248.
- PRINTES, R.C. 2002. **Plano de Manejo Participativo da Reserva Biológica do Lami**. Porto Alegre, SMAM, 102p.
- RUSHTON, S. & M. HASSAL. 1983. The effects of food quality on the life history parameters of the terrestrial isopod (*Armadillidium vulgare* (Latreille)). **Oecologia**, **57**: 257-261.
- SANTOS, E.P. 1978. **Dinâmica de populações aplicada à pesca e piscicultura**. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo, 129p.
- SCHMALFUSS, H. 2002. A bibliography of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda: Oniscidea). **Stuttg. Beitr. Naturk.** (Ser A) **639**: 1-120.
- SOULÉ, M. & K.A. KOHM. 1989. **Research priorities for conservation Biology**. Washington, Island Press critical issues series, Society for Conservation Biology, 98p.
- SOUZA-KURY, L.A. 1993. Notes on *Trichorhina* I. Two new species of Northeastern Brazil (Isopoda, Oniscidea, Platyarthridae). **Rev. suiss. zool.** **100**(1): 197-210.
- SOUZA-KURY, L.A. 1997. Two new species of *Trichorhina* from Brazilian Amazonia (Isopoda, Oniscidea, Platyarthridae). **Crustaceana**, **70**(2): 180-190.
- SOUZA-KURY, L.A. 1998. Malacostraca – Peracarida. Isopoda. Oniscidea, p 653-674. In: P.S. YOUNG (ed). **Catalogue of Crustacea of Brazil**. Rio de Janeiro, Museu Nacional.
- SUNDERLAND, K.D.; M. HASSAL. & S.L. SUTTON. 1976. The population dynamics of *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea) in a dune grassland ecosystem. **J. Anim. Ecol.** **45**: 487-506.
- SUTTON, S.L. 1980. **Woodlice**. Pergamon Press. Oxford, 143p.

- SUTTON, S.L.; M. HASSAL; R. WILLOWS; R.C. DAVIS; A. GRUNDY & K.D. SUNDERLAND. 1984. Life histories of terrestrial isopods: a study of intra and interspecific variation. **Symp.zool. Soc. Lond.** **53**: 269-294.
- VALENTI, W.C.; J.T.C. MELO & V.L. LOBÃO. 1994. Maturation and growth of *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from Ribeira do Iguape River, Southern Brazil. **Revta bras. Zool.****11**(4): 649-658.
- VERHOEFF, K.W. 1920. Zur Kenntnis der Larven, des Brutsackes und der Bruten der Oniscoidea. **Zool. Anz.** **51**: 169-189.
- VERHOEFF, K.W. 1941. Zur Kenntnis Südamerikanischer Oniscoideen. **Zool. Anz.** **133**: 114-126.
- von BERTALANFFY, L.. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws). **Human Biol.** **10**(2): 181-213.
- WARBURG, M.A. 1987. Isopods and their terrestrial environment. **Adv. Ecol. Res.** **17**: 187-242.
- WARBURG, M.R. 1993. **Evolutionary Biology of Land Isopods**. Berlin, Springer-Verlag, 159p.
- WARBURG, M.R. & N. COHEN. 1992a. Population dynamics, growth and longevity of *Armadillo officinalis* (Isopoda, Oniscoidea), inhabiting the Mediterranean region of northern Israel. **Pedobiologia** **36**: 262-273.
- WARBURG, M.R. & N. COHEN, N. 1992b. Reproductive pattern, allocation and potential of an iteroparous isopod from a xeric habitat in the Mediterranean region. **J. Arid Environ.** **22**: 161-171.
- WARBURG, M.R. & N. COHEN, N. 1993. Breeding patterns in two terrestrial isopods from the Mediterranean region of Israel. **Biologia Gallo-Hellenica** **20**(1): 55- 68.

- WARBURG, M.R.; K. LINSENMAIR & K. BERCOVITZ, K. 1984. The effect of climate on the distribution and abundance of isopods. **Symp. zool. Soc. Lond.** **53**: 339-367.
- WILSON, D.F. 1990. Functional morphology and evolution of isopod genitalia, p.228-245. *In*: R.T. BAUER & J.W. MARTIN (eds). **Crustacean Sexual Biology**. New York, Columbia University Press.
- ZARDO, C.M.L. 1989. Uma nova espécie de *Phalloniscus* Budde-Lund, 1908 (Crustacea, Oniscoidea) do sul do Brasil. **Revta bras. zool.** **6**(4): 611-615.
- ZARDO, C.M.L. & LOYOLA E SILVA, J. 1988. Primeira ocorrência de *Oniscus asellus* Linné, 1758 e *Porcellionides sexfasciatus* (Koch, 1847) (Isopoda, Oniscoidea) no Brasil. **Cien. Cult.**, **40**(8): 791-795.